Des ganzen Werkes Lieferung 23.

ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

MIT UNTERSTÜTZUNG DES HERRN

DR. PAUL VON RITTER

AUSGEFÜHRT IN DEN JAHREN 1891—1893

VON

PROF. DR. RICHARD SEMON.

ERSTER BAND: CERATODUS.

IV. LIEFERUNG.

Hans Bluntschli, Der feinere Bau der Leber von Ceratodus forsteri, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Histologie der Fischleber. — L. Neumayer, Die Entwickelung des Darmkanales, von Lunge, Leber, Milz und Pankreas bei Ceratodus Forsteri. — Karl Fürbringer, Beiträge zur Morphologie des Skeletes der Dipnoer nebst Bemerkungen über Pleuracanthiden, Holocephalen und Squaliden.

MIT 7 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 96 ABBILDUNGEN IM TEXT.

TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1904.

Semon, Dr. Richard, Professor, **Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel.** Mit Unterstützung des Herrn Dr. Paul von Ritter ausgeführt in den Jahren 1891—93 von Prof. Dr. Richard Semon. (Denkschriften der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena.)

Bisher erschienen.

Erster Band: **Ceratodus.** 3 Lieferungen. Mit 17 lithogr. Tafeln und 9 Abbildungen im Text. 1894, 1898, 1901. Preis: 88 Mark.

Inhalt: Ernst Haeckel, Systematische Einleitung: Zur Phylogenie der Australischen Fauna. — Richard Semon, Reisebericht und Plan des Werkes. — Richard Semon, Verbreitung, Lebensverhältnisse des Ceratodus Forsteri. — Richard Semon, Die äussere Entwickelung des Ceratodus Forsteri. — Baldwin Spencer, Der Bau der Lungen von Ceratodus und Protopterus. — Richard Semon, Die Entwickelung der paarigen Flossen von Ceratodus Forsteri. — Richard Semon, Die Zahnentwickelung des Ceratodus Forsteri. — Hermann Braus, Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. — Richard Semon, Die Furchung und Entwickelung der Keimblätter bei Ceratodus Forsteri.

Zweiter Band: **Monotremen und Marsupialier.** 5 Lieferungen (vollständig). Mit 39 lithogr. Tafeln und 90 Abbildungen im Text. 1895, 1896, 1897. Preis: 97 Mark.

Inhalt: Richard Semon, Beobachtungen über die Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen nebst Notizen über ihre Körpertemperatur. — Richard Semon, Die Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier. — Richard Semon, Zur Entwickelungsgeschichte der Monotremen. — Georg Ruge, Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparate. — Hermann Klaatsch, Studien zur Geschichte der Mammarorgane. I. Teil: Die Taschen- und Beutelbildungen am Drüsenfeld der Monotremen. — F. Hochstetter, Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Blutgefässsystems der Monotremen. — Albert Narath, Die Entwickelung der Lunge von Echidna aculeata. — Albert Oppel, Ueber den Magen der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica. — Hermann Braus, Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbeltiere. — C. Emery, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Morphologie des Hand- und Fussskeletts der Marsupialier. — Albert Oppel, Ueber den Darm der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica.

Dritter Band: **Monotremen und Marsupialier II.** 4 Lieferungen. Mit 32 lithogr. Tafeln und 236 Abbildungen im Text. 1897, 1898, 1899, 1901. Preis: 111 Mark.

Inhalt: Th. Ziehen, Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. I. Teil: Makroskopische Anatomie. — Fritz Römer, Studien über das Integument der Säugetiere. II. Das Integument der Monotremen. — Theodor Dependorf, Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Marsupialier. — F. Maurer, Schilddrüse, Thymus und sonstige Schlundspaltenderivate bei Echidna und ihre Beziehungen zu den gleichen Organen bei anderen Wirbeltieren. — Otto Seydel, Ueber Entwickelungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbeltiere. — Ernst Göppert, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. — Alfred Denker, Zur Anatomie des Gehörorgans der Monotremata. — C. Emery, Hand und Fussskelett von Echidna hystrix. — Th. Ziehen, Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. Ein Beitrag zur vergleichenden makroskopischen und mikroskopischen Anatomie und zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Wirbeltiergehirns. — J. F. van Bemmelen, Der Schädelbau der Monotremen.

Vierter Band: **Morphologie verschiedener Wirbeltiere.** 3 Lieferungen. Mit 14 lithogr. Tafeln und 50 Abbildungen im Text. 1897, 1899, 1901. Preis: 48 Mark.

Inhalt: W. Kükenthal, Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen. — H. Eggeling, Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. I. Mitteilung: Die ausgebildeten Mammardrüsen der Monotremen und die Milchdrüsen der Edentaten nebst Beobachtungen über die Speicheldrüsen der letzteren. — Albert Oppel, Ueber die Zunge der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica. — H. Eggeling, Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. II. Die Entwickelung der Mammardrüsen, Entwickelung und Bau der übrigen Hautdrüsen der Monotremen. — Wolff v. Gössnitz, Beitrag zur Diaphragmafrage.

Fünfter Band: **Systematik, Tiergeographie, Anatomie wirbelloser Tiere.** 6 Lieferungen. Mit 67 lithogr. Tafeln und 19 Abbildungen im Text. 1894, 1895, 1896, 1898, 1900, 1903. Preis: 148 Mark 40 Pf.

Inhalt: A. Ortmann, Crustaceen. — E. v. Martens, Mollusken. — W. Michaelsen, Lumbriciden. — C. Ph. Sluiter, Holothurien. — O. Boettger, Lurche (Batrachia). — O. Boettger, Schlangen. — J. Th. Oudemans, Eidechsen und Schildkröten. — A. Reichenow, Liste der Vögel. — F. Römer, Monotremata und Marsupialia. — C. Ph. Sluiter, Tunicaten. — B. Haller, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von Nautilus pompilius. — Arnold Pagenstecher, Lepidoptera Heterocera. — Max Fürbringer, Lepidoptera Rhopalocera. — Max Weber, Fische von Ambon, Java, Thursday Island, dem Burnett-Fluss und von der Süd-Küste von Neu-Guinea. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Ophiuroidea. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Asteroidea. — C. Ph. Sluiter, Nachtrag zu den Tunicaten. — Marianne Plehn, Polycladen von Ambon. — W. Fischer, Gephyreen. — E. Simon, Liste der Arachniden der Semon'schen Sammlung in Australien und dem Malayischen Archipel. — J. C. H. de Meijere, Die Dipteren der Semon'schen Sammlung. — F. Zschokke, Die Cestoden der Marsupialia und Monotremata. — L. L. Breitfuss, Amphoriscus semoni, ein neuer heterocöler Kalkschwamm. — Casimir R. Kwietniewski, Actiniaria von Ambon und Thursday Island. — Eugen Burchardt, Alcyonaceen von Thursday Island (Torres-Strasse) und von Amboina. — L. S. Schultze, Rhizostomen von Ambon. — v. Linstow, Nemathelminthen. Von Herrn Richard Semon in Australien gesammelt. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Crinoidea. — L. Döderlein, Ueber einige epizoisch lebende Ophiuroidea. — L. Döderlein, Ueber „Krystallkörper". bei Seesternen und über die Wachstumserscheinungen und Verwandtschaftsbeziehungen von Goniodiscus sebae. — Carl Graf Attems, Myriopoden. — W. Weltner, Süsswasser-Schwämme. — Ernst Schulz, Die Hornschwämme von Thursday Island und Amboina. — Oswald Kieschnick, Kieselschwämme von Amboina. — W. Weltner, Hydroiden von Amboina und Thursday Island. — Johann Staub, Neue Nemertinen aus Amboina. — K. M. Heller, Systematische Aufzählung der Coleopteren. — G. Horváth, Hemiptera. — Ernst Hentschel, Gorgonacea von Amboina und Thursday Island. — Eugen Burchardt, Alcyonaceen von Thursday Island (Torres-Strasse) und von Amboina. II. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Echinoidea. — Maximilian Meissner, Liste der von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Bryozoen. — Johannes Thiele, Proneomenia amboinensis n. sp. — Ant. Collin, Verzeichnis der von Professor R. Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Polychäten. — Hermann August Krauss, Orthopteren aus Australien und dem Malayischen Archipel, gesammelt von Professor Dr. Richard Semon. — Paul Matschie, Die Chiropteren, Insectivoren und Muriden der Semon'schen Forschungsreise.

DENKSCHRIFTEN

DER

MEDICINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT

ZU

JENA.

VIERTER BAND.

RICHARD SEMON, ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN
IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

ERSTER BAND: CERATODUS.

IV. LIEFERUNG.

MIT 7 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 96 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1904.

ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN IN AUSTRALIEN

UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

MIT UNTERSTÜTZUNG DES HERRN

DR. PAUL VON RITTER

AUSGEFÜHRT IN DEN JAHREN 1891—1893

VON

PROF. DR. RICHARD SEMON.

ERSTER BAND: CERATODUS.

IV. LIEFERUNG.

Hans Bluntschli, Der feinere Bau der Leber von Ceratodus forsteri, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Histologie der Fischleber. — L. Neumayer, Die Entwickelung des Darmkanales, von Lunge, Leber, Milz und Pankreas bei Ceratodus Forsteri. — Karl Fürbringer, Beiträge zur Morphologie des Skeletes der Dipnoer nebst Bemerkungen über Pleuracanthiden, Holocephalen und Squaliden.

MIT 7 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 96 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1904.

Der feinere Bau der Leber von Ceratodus forsteri,

zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Histologie der Fischleber.

Von

Hans Bluntschli,

Assistent am Anatomischen Institut Heidelberg.

Mit Tafel XXXV und 24 Figuren im Text.

I. Einleitende Bemerkungen.

Nach den epochemachenden und umfassenden Arbeiten von Hering (1866 und 1867) und Eberth (1866 und 1867), welche gleichzeitig und von einander unabhängig den Leberbau fast aller Wirbelthierklassen untersuchten, haben sich in den letzten Jahrzehnten des vergangenen Jahrhunderts die meisten Leberforscher nur mit Specialuntersuchungen befasst. Erst die letzten Jahre haben unsere Literatur wieder durch zusammenfassende Werke bereichert. Braus (1896) verfolgte die Veränderungen des Drüsenparenchyms der Leber in der Wirbelthierreihe, er suchte insbesondere die phylogenetischen Gesichtspunkte dieser Umgestaltung zu ergründen und hat auch unsere Kenntniss über die Histogenese der Leber wesentlich vermehrt, während Oppel (1900) in einem ausserordentlich umfangreichen Abschnitt seines Lehrbuches der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere die ganze Leberliteratur kritisch sichtete und durch eigene Studien ergänzte. Sein sehr vollständiger Literaturnachweis wird von jedem Untersucher auf diesem Gebiete sehr dankbar empfunden werden, wie er auch mir die Arbeit recht wesentlich erleichterte. In ziemlich vollständiger Reihe können wir heute die phylogenetische Entwickelung der wichtigsten Darmdrüse vergleichend-histologisch durch eine Reihe von Typen, von der tubulösen Einzeldrüse des *Amphioxus* bis zu dem enorm differenzirten Gebilde der menschlichen Leber illustriren.

Das Organ des ***Amphioxus lanceolatus***, welches wir, insbesondere aus Vergleichen mit höheren Wirbelthieren, als Leber zu deuten gewohnt sind, ist ein einfacher Blindsack, der durch eine ventrale Ausstülpung der Darmwandung, eine kurze Strecke hinter dem Kiemendarm, zur Entwickelung kommt. Er ist, wie der Darm selbst, mit einem einfachen Cylinderepithel ausgekleidet. Lange war es sehr ungewiss, ob dieser Ausstülpung wirklich, wie es schon öfters vermuthet worden war, eine secretorische Thätigkeit zuzuschreiben sei, bis dies neuerdings durch Schneider's Untersuchungen (1899) sehr wahrscheinlich geworden ist. Dadurch gewinnen wir das Recht, den Leberblindsack der Akranier als tubulöse Einzeldrüse zu betrachten. Diese Form ist aber, sei es nun, dass die *Amphioxus*-Leber nur eine ausserordentlich niedrige Entwickelungsstufe oder eine secundär rückgebildete Leber höherer Vertebraten repräsentirt (an letztere Möglichkeit muss man, wie Oppel mit Recht betont, wohl denken), der Ausgangspunkt für die Modificationen des tubulösen Baues, wie sie schon bei den **Cyclostomen**, freilich noch in recht bescheidenem Maasse, auftreten. Hier finden wir vielfach verästelte und geschlungene Leberschläuche, welche somit den Typus einer zusammengesetzt-tubulösen Drüse repräsentiren. Zu dieser Abweichung vom primitivsten Lebertypus treten weitere hinzu. Einmal gehen von dem Centralkanälchen eines jeden Tubulus zahlreiche grössere oder kleinere blind endigende Seitenkanälchen ab, welche stets zwischenzellig verlaufen und niemals die Peripherie des Leberzellschlauches erreichen (Braus 1896). Was den letzteren

Punkt anbelangt, so hat zwar Holm (1897) die gegentheilige Behauptung aufgestellt, wird sich aber vermuthlich getäuscht haben, denn abgesehen davon, dass ich selbst an den *Myxine*-Präparaten, welche ich daraufhin untersuchte, niemals die Seitenkanälchen bis an die Zellbasis verfolgen konnte, muss ein derartiges Verhalten schon a priori als ausserordentlich unwahrscheinlich bezeichnet werden und findet in der ganzen Wirbelthierreihe nirgends ein Analogon, nachdem eine Reihe ähnlicher Angaben sich alle als unrichtig erwiesen haben.

Das Auftreten der Seitenkanälchen ist in phylogenetischer Beziehung von grosser Bedeutung. Mit Recht hat Braus (1896), dem wir eine eingehende Studie der Myxinoiden-Leber verdanken, darauf aufmerksam gemacht, dass in allen Drüsen von unverändert tubulösem Bau solche Seitenkanälchen fehlen, dagegen überall dort, wo Drüsentubuli Abweichungen vom tubulösen Bau zeigen, solche Seitenäste auftreten. Gerade an der Leber von *Myxine glutinosa* konnte er zeigen, wie mit dem Auftreten von Seitenkanälchen die Leberzellen eine grössere Beweglichkeit erlangen, wie sie sich zu verschieben vermögen und wie sich schliesslich einzelne Zellen vom Centrallumen ganz zurückziehen können, um nur durch Seitenäste mit diesem zu communiciren. Erfolgt dieses Zurückweichen einzelner Zellen vom Centrallumen an solchen Stellen, wo ein Leberschlauch sich dichotomisch verästelt, dann verdrängen sie die Blutcapillaren aus dem Winkel der Tubuli. Damit ist die Möglichkeit zur Bildung neuer Seitenkanälchen gegeben, — der nächste Schritt ist die Vereinigung derselben, und das Bild, dass eine „centrotubuläre Zelle", die nirgends eine Membrana propria oder ein Blutgefäss berührt, von einer Masche der Gallenkanälchen umzogen wird, wie es Braus bei *Myxine* an Verzweigungsstellen von Leberschläuchen beobachten konnte, ist vollständig. Eine solche Masche bezeichnete er als eine „cytozonale", und weil sie nur eine einzige Zelle umspinnt, als eine monocytische oder unicelluläre, im Gegensatz zu polycytischen oder pluricellulären Maschen, wie sie bei höheren Wirbelthieren häufig gefunden werden.

Was die Petromyzontenleber anbetrifft, so zeigt nur die Jugendform von *Petromyzon* ein einigermaassen einfaches Verhalten des Leberbaues, welcher in den wesentlichen Punkten demjenigen von *Myxine* gleicht (Holm 1897, Renaut 1899). Cytozonale Maschenbildungen sind jedoch nicht beobachtet worden. Demgegenüber ist die Leber des erwachsenen *Petromyzon* gänzlich verändert, und wie die Gallengänge scheinen auch die Gallenkanälchen vollständige Atresie zu zeigen (Shore and Jones 1889, Vogt und Yung 1894, Wiedersheim 1898, Kuljabko 1898), es muss also ein wesentlicher Functionswechsel eingetreten sein.

Zusammenfassend lassen sich also (abgesehen von der Leber des erwachsenen *Petromyzon*) die Abweichungen der Cyclostomenleber vom rein tubulösen Bau insbesondere darin finden, dass ihr zahlreiche Seitenkanälchen des centrotubulären Secretlumens eigen sind, welche selbst zu cytozonalen Maschenbildungen Veranlassung geben können.

Unsere Kenntnisse vom histologischen Bau der Leber der **Fische** ist zur Zeit noch eine recht beschränkte, einzelne Ordnungen, wie die der Ganoiden, sind auf den Drüsenbau noch gar nicht untersuch worden, und die Mittheilungen über die Leber der Selachier und Teleostier sind wenig zahlreich. Sehr oft bereitete der grosse Fettgehalt der Leberzellen feineren Untersuchungen gewaltige Schwierigkeiten. Die von einzelnen Autoren auf Grund ihrer Untersuchungen gezogenen allgemeinen Schlüsse über den Bau der Fischleber bedürfen daher noch vielfach einer eingehenderen Begründung.

Soviel wir bis jetzt wissen, anastomosiren bei den Fischen die Leberzellschläuche und damit natürlich auch deren Centralkanälchen ganz allgemein mit einander, — aus der zusammengesetzt-tubulösen Drüse der Cyclostomen ist eine netzig-tubulöse Drüse geworden. Die auf diese Weise zu Stande gekommenen Maschen der Gallenkanälchen umkreisen, ihrerseits allseits von Leberzellen umgeben, die Blutcapillaren und

wurden deshalb von BRAUS als „vasozonale Maschen“ jenen kleineren „cytozonalen“, welche wir bereits kennen lernten, gegenübergestellt.

Die ältere Literatur über die Fischleber lässt durchweg Angaben über den drüsigen Aufbau des Organes vermissen, dagegen konnte ich bei einer Anzahl neuerer Arbeiten werthvolle Anhaltspunkte gewinnen.

Die Selachierleber haben SHORE and JONES (1889, Untersuchungsobject: *Scyllium*), PILLIER (1890, *Raja Torpedo* und *Squalus canicula*) sowie BRAUS (1896, *Acanthias vulgaris*) untersucht und schildern das Organ als eine netzig-tubulöse Drüse, mit oftmals ausserordentlich grossen, stark fetthaltigen Zellen und ausserordentlich feinen centralen Gallenkanälchen, an welchen grössere Seitenkanälchen fehlen.

Aehnlich lauten die Berichte über die Leber der Teleostier. Wir besitzen hierüber Mittheilungen von EBERTH (1867, *Leuciscus dubula* und *rutilus*, *Barbus fluviatilis, Tinca Chrysitis*, *Cyprinus auratus* und *Acerina cernua*), MACALLUM (1884, *Amiurus catus*), PILLIER (1889, *Syngnathus acus*, *Callionymus lyra*), SHORE and JONES (1889, *Muraena*), RETZIUS (1892, *Anguilla vulgaris*, *Esox lucius*) und BRAUS (1896, *Anguilla vulgaris*). Alle Autoren geben auch hier eine besondere Feinheit der Gallenkanälchen an, während über den Drüsenbau verschiedene Ansichten vertreten sind. RETZIUS schildert den Bau als einen verästelt tubulösen, im Gegensatz zu EBERTH und BRAUS, welche den netzigen Charakter der Drüsenschläuche betonen und auf die Aehnlichkeit mit der Reptilienleber hinweisen. Nun hat bekanntlich RETZIUS nach dem Erscheinen von BRAUS' umfassender Leberstudie 1898 zugegeben, dass seine früheren Angaben über das Fehlen von Maschenbildungen in der Leber niederer Wirbelthiere zu berichtigen seien, und hat eine Reihe von Nachuntersuchungen, die sich im Wesentlichen mit BRAUS' Angaben decken, veröffentlicht. Ueber die Fischleber jedoch findet sich in dieser Richtigstellung kein Wort. Trotzdem darf es wohl als erwiesen gelten, dass auch bei den Teleostiern ein netzförmiger Typus ständig vorkommt.

In einem anderen Punkte, nämlich in der Frage nach dem Vorkommen von Seitencapillaren, stehen sich die Ansichten schroff gegenüber. Weder EBERTH noch BRAUS haben gut ausgebildete, grössere Seitenäste der centralen Gallenkanälchen gesehen, während RETZIUS bei *Anguilla* und *Esox* eine reichliche Zahl solcher Seitenkanälchen beobachtete.

So ist das Facit über den Drüsenbau der Fischleber aus all diesen Beobachtungen in Kürze das folgende: Die Fischleber ist eine netzig-tubulöse Drüse, charakterisirt durch besonders feine Secretkanälchen, an denen Seitenäste im Allgemeinen nur selten vorkommen. Durch die Lücken des Netzes der Drüsenschläuche verläuft ein zweites Netz von Blutcapillaren, überall aus einem Gerüst annähernd gleich dicker Balken bestehend. Die Leberzellen können durch eine mehr oder weniger reichliche Ansammlung von Fetttröpfchen in ihrem Zellleib bis zu einer beträchtlichen Grösse anschwellen, ja es kann der Fettgehalt schliesslich so hochgradig werden, dass er das Bild des Leberaufbaues gänzlich zu verdecken vermag.

Ueber den feineren Bau der Dipnoer-Leber existiren in der Literatur keinerlei Angaben.

Viel mehr als bei den Cyclostomen und Fischen weicht der Bau der **Amphibien**-Leber vom ursprünglichen, tubulösen Drüsentypus ab. Die Leber der Urodelen und Anuren ist in älterer wie in neuerer Zeit ausserordentlich oft untersucht worden und war stets ein besonders beliebtes Object für Zellstudien aller Art. Das leicht zu beschaffende Untersuchungsmaterial, die relativ grossen Zellen und die bedeutendere Weite der Gallenkanälchen machen es verständlich, dass die verschiedensten Autoren, welche die Drüsenstructur der Wirbelthierleber, besonders in Hinsicht auf die Säugethierleber, untersuchten, meist auf die Amphibien und nur selten auf die Fische zurückgriffen. Es kann nicht meine Aufgabe sein, alle diese Autoren hier anzuführen, doch will ich die wichtigsten Befunde in Kürze charakterisiren.

Besonders eingehend wurde die Amphibienleber durch HERING (1866 und 1867) und EBERTH (1867)

erforscht und als netzförmig-tubulös beschrieben. Dabei wies EBERTH auf die zahlreichen blinden Seitenkanälchen hin, welche er gewissermaassen als erste Andeutungen der bei den Säugethieren so reichlich entwickelten Netzwerke ansah. Ja, er hat auf einer seiner Figuren (VIRCH. Arch., Bd. XXXIX, Taf. I, Fig. 5 *d*) bereits eine echte cytozonale Masche der Gallenkanälchen abgebildet, ohne indessen die volle Bedeutung dieses Vorkommnisses für die Umwandlung der rein tubulösen zur theilweise conglobirten Drüse zu ermessen. Weitere Fortschritte in der Erkenntniss verdanken wir namentlich OPPEL (1889), R. KRAUSE (1893), BRAUS (1896) und GAUPP (1901). Insbesondere die Arbeit von BRAUS ist als bedeutungsvoll für die Erkenntniss des Drüsenaufbaues zu bezeichnen, indem er nachwies, dass die Amphibienleber nicht mehr als rein tubulöse Drüse angesehen werden darf. „Die Leberzellbalken", das sind die tubulösen Leberschläuche, „sind nicht überall gleich dick. Es kommen Verschmälerungen vor, einmal durch Abnahme der Zahl der Zellen, welche den Querschnitt eines Balkens zusammensetzen, ferner durch Auseinanderweichen der Zellen zu Platten. Vergleichen wir die Leber mit einem Gerüst, so ist dieses aus Balken und Brettern gezimmert." Der Umordnung der Drüsenzellen entsprechend haben die Gallenkanälchen vielfach ihre Lage gewechselt. Indem beim Auseinanderweichen der Leberzellen zu Zellplatten die Blutcapillaren bei Seite gedrängt werden, ist nun das Moment gehoben, welches die Vereinigung der zahlreichen Seitenkanälchen zu Netzen hinderte, und so finden wir im Innern dieser Zellplatten und Zellreihen zahlreiche cytozonale Maschen.

Die Amphibienleber zeigt somit bedeutende Abweichungen vom tubulösen Grundtypus, welche wir in weit höherem Maasse bei den Säugethieren ebenfalls ausgebildet finden. Wodurch aber werden diese Abweichungen bei den Amphibien bedingt? Sind sie die wirklichen Vorstufen des „Säugethiertypus"? Auch mit diesen Fragen hat sich BRAUS eingehend beschäftigt, und da seine Ansichten für die vorliegende Arbeit von wesentlicher Bedeutung geworden sind, muss ich hier einige Punkte näher berühren.

BRAUS sieht das ursächliche Moment der Umlagerungsvorgänge in der Leber bei den Säugethieren wie bei den Amphibien in einer Druckänderung in der Leber. Während dort mit dem Auftreten von Zwerchfellcontractionen, und damit eines positiven Druckes in der Bauchhöhle, die Umbildung einsetzt, sind es hier Ansammlungen leukocytärer Elemente, vor allem von Pigmentzellen, welche eine Aenderung der Drüsenstructur bewirken sollen. Zu dieser Deutung glaube ich einige Einwände und Ergänzungen machen zu müssen.

Bedenkt man, dass die pigmentreiche Amphibienleber nicht, wie man nach dem BRAUS'schen Standpunkt erwarten sollte, grösser ist als die pigmentlose, sondern gerade umgekehrt, kleiner, so erscheint die Erklärung BRAUS' nicht gerade als besonders wahrscheinlich. Und doch glaube ich, dass sie im Grunde das Richtige getroffen hat. Es handelt sich in den einwandernden Lymphoidelementen um ein der Leber ursprünglich fremdes Element, welches zu bestimmten Zeiten in ihr auftritt, in anderen wieder mehr oder weniger verschwindet. Dabei scheint mir die Frage, ob dieses Einwandern rein activ oder mehr passiv erfolgt, oder ob beide Modalitäten neben einander in Betracht gezogen werden müssen, noch keineswegs klargestellt, und ebenso verhält es sich mit dem Zurücktreten der lymphoiden Elemente, unter denen die Pigmentzellen ja eine Hauptrolle spielen. Es ist daher wichtig, erst unsere bisherigen Kenntnisse vom Wesen und der Bedeutung der Pigmentzellen kurz zu beleuchten, wobei ich natürlich nurdie wesentlichsten Punkte hervorzuheben vermag.

Dass die Leber der Amphibien einem periodischen Farbenwechsel unterworfen ist, welcher nicht ohne Relationen zu anderen Organen des Körpers, zu Nahrung und Lebensweise sein kann, ist längst bekannt, und zwar ist das Verhältniss derart, dass (ich folge hierin den Angaben GAUPP's 1901) z. B. beim Frosch die hellen, mehr gelben Lebern grösser zu sein pflegen als die dunkel pigmentirten, und dass die

Leber des Aprilfrosches ein Minimum an Grösse, aber ein Maximum an Pigmentirung aufweist, dieweil beim Sommerfrosch die Verhältnisse gerade umgekehrt liegen.

Der Erste, der, meines Wissens, diese Beziehungen näher untersuchte, war E. H. Weber (1850), welcher auf den zeitlichen Zusammenhang zwischen der Entfärbung der Leber und der Production der Geschlechtsstoffe aufmerksam machte. Freilich dachte er sich diese Relationen in recht eigenartiger Weise: die Leber, die er auch als dauernden Entstehungsort der rothen Blutkörperchen ansah, sollte direct bei der Production der Eier, des Samens und auch des Fettes mitwirken. Remak (1854) stellte fest, dass das Pigment an bestimmte Zellen gebunden sei, die niemals in den Blutgefässen lägen und wahrscheinlich aus normalen Leberzellen derart entstünden, dass der farblose, aus Körnchen der Fettkugeln bestehende Inhalt der Leberzellen sich in Pigmentkörnchen umwandle. Diese Pigmentbildung auf Kosten des Fettes sollte vor allem mit Mangel an Bewegung und Nahrung, nicht mit gewissen Geschlechtszuständen zusammenhängen. Eberth (1867) widmet den Verhältnissen der Lymph- und Pigmentzellen in der Leber eine eigene Studie. Er unterscheidet einen corticalen Lymphzellensaum und die Lymphzelleninseln im Innern der Leber, beschreibt lebhafte amöboide Bewegungen der ungefärbten Lymphzellen und weist darauf hin, dass ein grosser Theil der Pigmentzellen zweifellos nur pigmenthaltige Stromazellen darstelle. Bei den Anuren sollten sie innerhalb der Blutgefässe liegen. Einen Zusammenhang zwischen Zeugungsgeschäft und Geschlechtszuständen mit der Melanose giebt er zu, äussert sich aber sehr skeptisch über eine stetige Coincidenz. A. Leonard (1887) unterscheidet zwei Arten von Pigment, gelbes, grobkörniges, spärliches, das in den Leberzellen selbst liegt, und schwarzes, sehr feinkörniges, das sich hauptsächlich in besonderen Pigmentzellen findet, welche zum Theil wenigstens den Endothelzellen zugerechnet werden. Das Pigment selbst soll durch Umformung aus dem Kernmaterial entstehen, und zwar in Verknüpfung mit der periodischen Erneuerung des Blutes. „Dadurch wird augenscheinlich, wie der Ausgangspunkt für die letztere der Wechsel in der Nahrungsaufnahme ist, und es scheint in der letzteren der Schlüssel für die in den Organismen sich abspielenden periodischen Processe gefunden.“ Auch Marquis (1892) bringt die Pigmentirung mit der Blutregeneration im Spätfrühling und Frühsommer in Zusammenhang und macht im Speciellen auf eigenthümliche Verhältnisse beim Frosch aufmerksam. Die Copulationsperiode setzt sofort nach dem Erwachen der Thiere aus dem Winterschlaf ein. Unmittelbar nach dem Ablaichen verkriechen sich die Thiere von neuem im Schlamm und kommen erst nach etwa 14 Tagen wieder zum Vorschein. Nun beginnt erst die Nahrungsaufnahme, und jetzt erst setzen die anatomischen Umwandlungen ein, welche die Blutregeneration einleiten.

Loewit (1889) sucht die Vermehrung der Pigmentzellen zu gewissen Zeiten mit einer Störung des Processes der normalen Verarbeitung der Blutkörperchentrümmer zu Gallenfarbstoff zu erklären. Oppel (1889), und ihm schloss sich später auch Braus (1896) an, hält die Pigmentzellen für lymphoide Wanderzellen, welche stets in den Lymphscheiden der Blutgefässe sitzen, nicht in der Leber entstehen, sondern mit dem Lymphstrom vor allem aus der Darmwandung dorthin gelangen und daselbst zu Grunde gehen.

Neuerdings hat Alice Gaule (1901) durch Wägung von 300 Froschlebern zu verschiedenen Jahreszeiten den sicheren Beweis des zeitlichen Zusammenhanges zwischen relativem Lebergewicht (und damit hängt im umgekehrten Verhältniss die Pigmentirung zusammen) und dem Aufbau der Geschlechtsproducte wie dem Laichact erbracht.

Ich stelle mir nun das Wesen und den Einfluss der Pigmentzellen auf das Leberparenchym etwa folgendermaassen vor:

Das Pigment ist zum weitaus grössten Theil (vielleicht auch gänzlich) in Wanderzellen eingeschlossen, welche aus dem Darm und anderen Organen zur Leber wandern (cf. Oppel 1889, Braus 1896,

Gaupp 1901). Diese Einwanderung wird bedingt durch einen ausserordentlichen Stoffverbrauch im ganzen Thierkörper, welcher vor Allem auf Kosten des Fettes, insbesondere der Fettkörnchen in den Leberzellen stattfindet. Die Leberzellen verkleinern sich ausserordentlich, die einzelnen Tubuli und Zellhaufen nehmen an Grösse ab, während das umgebende Bindegewebe dieser Reduction nicht in gleichem Maasse folgt. So entstehen Lücken in demselben, insbesondere die Lymphräume vergrössern sich und üben so gewissermaassen eine Saugwirkung auf die im ganzen Körper so reichlich angesammelten Lymphzellenmassen aus. Die Lymphbahnen zur Leber sind nun leicht gangbar, und so kommt es, dass mehr Lymphoidelemente einwandern, als zur Erfüllung der erweiterten Lymphräume nöthig wären. Die einmal eingeleitete Action setzt sich also auch nach Aufhören des ursächlichen Momentes noch eine Strecke weit fort, eine Erscheinung, die wir ja bei den mannigfachsten Entwickelungsprocessen beobachten können. Dass dabei eine gewisse Activität der Lymphzellen selbst ebenfalls mitspielt, scheint mir sehr wahrscheinlich. Nun sind aber diese grossen Lymphmassen nicht ohne Einfluss auf das Parenchym der Leber. Dieses besteht ja aus besonders geschwächten Zellen, die ihre abgelagerten Nährstoffe alle an die Geschlechtsdrüsen abgegeben haben, sich aber durch eine neue Nahrungszufuhr von aussen nicht regeneriren können. Sie werden daher dem mechanischen Einfluß der Lymphzellmassen keinen Widerstand entgegenzusetzen vermögen und sich den veränderten Verhältnissen dadurch anpassen, dass sich die einzelnen Elemente zu Zellbalken und Zellplatten an einander legen. Da aber auch in der verminderten Verdauungsthätigkeit im Winterschlaf die Leberzellen stets noch ihre Aufgabe für die Secretion und Excretion erfüllen müssen, erfolgt keine Reduction der Gallenwege, die unter dem Bilde der Atresie von Gallenkanälchen und Gallengängen auftreten müsste, sondern es bleibt auch jetzt jede Leberzelle mit einem Gallenkanälchen und wohl auch einer Blutcapillare in Zusammenhang. Daraus resultiren die Verlagerungen der Gallenkanälchen in der Pigmentleber. — Umgekehrt sind die Verhältnisse bei der Umwandlung der Pigmentleber zur pigmentlosen. Jetzt vergrössern sich die Leberzellen durch Nahrungsaufnahme und treiben die Lymphoidmassen in die Bahnen zurück, in denen sie eingewandert waren.

Mit dieser meiner Auffassung stimmt insbesondere Marquis' (1892) Beobachtung, dass die anatomischen Veränderungen, welche die Blutregeneration einleiten — und dazu gehört auch die Vergrösserung der Leber — nicht direct nach dem Laichacte, sondern erst nach der neuen Nahrungsaufnahme einsetzen. Und dafür, dass die starken Pigmentmassen in der Leber einen directen Einfluss auf das Parenchym ausüben können, scheint mir insbesondere eine Beobachtung von Braus (1896) zu sprechen. Es ist von vornherein einleuchtend, dass bei starker Reduction der Leberzellbalken zu nur 2-zelligen Reihen oder bei der Bildung von nur einschichtigen Zellplatten die Gallenkanälchen nicht mehr, wie sonst stets, an den Kanten der Leberzellen verlaufen können — sie müssten ja sonst nothwendigerweise mit den Blutgefässen zusammentreffen, — sondern auf die an einander stossenden Flächen zweier Leberzellen zu liegen kommen müssen. Demgemäss verhalten sich denn auch die Befunde der Amphibienleber, und stets, wenn man auf Querschnittsbildern (diese sind allein maassgebend, wie Braus 1896 und 1903 betonte) flächenständige Gallenkanälchen zu Gesicht bekommt, muss man sich darüber Rechenschaft geben, daß damit ein tubulöser Charakter nicht mehr verbunden sein kann. Nun hat Braus bei *Salamandra* das eigenthümliche Verhalten constatiren können, dass die pigmentarme Winterleber nur kantenständige, die stark pigmentirte Sommerleber zahlreiche flächenständige Gallenkanälchen besitzt, dass also der Aufbau des Drüsenparenchyms in seinem Charakter gleichzeitig mit dem Pigmentgehalt wechselt.

Wenn auch noch manches unklar sein mag über die Natur und Bedeutung der Lymphoid- und Pigmentmassen im Innern der Amphibienleber, — ich denke insbesondere an die noch nicht genügend geklärte Frage nach der Genese des Pigmentes, — so muss doch sicherlich zugegeben werden, dass in

diesen der Leber ursprünglich fremden Bindegewebsmassen ein Factor liegt, welcher vielleicht die alleinige Ursache der Umgestaltung der rein netzig tubulösen zur theilweise conglobirten Drüse genannt werden darf, zum mindestens aber einen nicht zu unterschätzenden Einfluss auf den Bau des Parenchyms besitzen muss.

Da gar keine weiteren Untersuchungen über diese Beziehungen angestellt worden sind, so lockte es mich, die Frage zu untersuchen, ob nicht auch in anderen Wirbelthierklassen, wo Pigmentinseln in der Leber zwar schon längst beschrieben worden sind, ein Abweichen vom rein tubulösen Bau bisher aber nicht constatirt werden konnte, ein Einfluss des Pigmentzellengehaltes zu constatiren sei. Ich dachte insbesondere die Fischleber, wo schon JOH. MÜLLER (1843) und LEYDIG (1857) Pigmentinseln in der Umgebung der Blutgefässe fanden, auf den feineren Aufbau des Parenchyms zu untersuchen. Im Laufe der Beobachtungen traten dann noch andere Fragen in den Vordergrund, so dass meine Untersuchungen sich nicht nur auf die Drüsenstructur und den Pigmentzellengehalt, sondern überhaupt über den histologischen Aufbau der untersuchten Lebern erstrecken.

Von ganz besonderem Interesse musste das Studium der Leber der zwischen Fischen und Amphibien stehenden Dipnoer sein, wo doch die nahen Beziehungen dieser eigenthümlichen und äusserst interessanten Wirbelthierklasse zu den Amphibien immer mehr Betonung finden, während ihr andererseits noch so manche Heredivcharaktere anhaften, welche eine Relation zu den Fischen beweisen.

Durch die Liebenswürdigkeit meines hochverehrten Lehrers und Chefs Herrn Geh. Hofrath Professor Dr. M. FÜRBRINGER wurde ich in die Lage gesetzt, diese Wünsche zu erfüllen und an der Leber von *Cerotodus forsteri* meine Beobachtungen zu machen. Das bezügliche Material war von Herrn Professor Dr. R. SEMON während seines Aufenthaltes in Queensland frisch conservirt worden und erwies sich für die mikroskopische Untersuchung als sehr wohl brauchbar. Auch nahm ich Gelegenheit, die Lebern eines *Ganoiden* (*Acipenser ruthenus*) und zweier *Teleostier* (*Anguilla vulgaris* und *Barbus vulgaris*) zu untersuchen. So bin ich Herrn Geh. Hofrath M. FÜRBRINGER denn auch für die Ueberlassung des kostbaren Materials, sowie für die freundliche Unterstützung während der ganzen Arbeit und ebenso den Prosectoren des Institutes Herren Professor H. BRAUS und Professor E. GOEPPERT für mannigfachen Rath, den sie mir bei meinen Untersuchungen gaben und die Antheilnahme, die sie an denselben nahmen, zu aufrichtigem Dank verpflichtet, welchen auch an dieser Stelle auszusprechen mir eine angenehme Pflicht ist.

Vorbemerkung betreffend die Technik der Untersuchung.

Zur Fixation der Lebern von *Acipenser ruthenus*, *Anguilla vulgaris* und *Barbus vulgaris*, welche ich lebensfrisch einzulegen im Stande war, wählte ich verschiedene Gemische, die sich mir bei meinen Vorstudien an der Amphibienleber (*Salamandra*, *Rana* etc.) bewährt hatten. Insbesondere erwiesen sich Sublimatgemische von grossem Nutzen, da bei ihnen die Färbung der Kittleisten, wie sie ZIMMERMANN (1898) zuerst eingehend beschrieb, am schönsten gelang. Mit den verschiedenen Combinationen, wie Sublimat-Eisessig (nach LANG), Sublimatformol, vor allem aber mit einem Gemisch gleicher Theile von concentrirter wässeriger Sublimat- und concentrirter wässeriger Pikrinsäurelösung nach SCHAFFER (1896) erzielte ich sehr befriedigende Resultate. Neben der Sublimatfixation wandte ich schwache FLEMMING'sche Lösung an, sowie zur Imprägnation des Gallencapillarnetzes nach GOLGI das von KOPSCH angegebene Kaliumbichromicumformolgemisch.

Das Präparat von *Ceratodus forsteri* bestand in einem kleinen Stückchen, das in Sublimat-Pikrin-Essigsäure fixirt war.

Die Färbung (der durchweg in Paraffin eingebetteten Präparate) bewerkstelligte ich in der verschiedensten Weise. Stets habe ich eine grössere Anzahl von Schnitten mit BIONDI's Dreifarbengemisch, als auch mit der Eisenhämatoxylinmethode nach M. HEIDENHAIN gefärbt, daneben aber stets auch Karmin und Hämatoxylinpräparate hergestellt. Für specielle Zwecke benutzte ich die Elastinfärbung (Fuchsin-Resorcin) nach WEIGERT, sowie die Bindegewebsfärbungen nach VAN GIESON und HANSEN. Bei der Färbung mit BIONDI's Gemisch liess ich die mit Wasser aufgeklebten Schnitte jeweils vor der Färbung einige Stunden in Essigsäurewasser (1 : 500) stehen, ebenso wie ich nach der Färbung die Schnitte meist mit derselben Lösung kurz nachbehandelte. Die nach M. HEIDENHAIN mit Hämatoxylineisen gefärbten Präparate habe ich entweder mit S-Fuchsin oder mit Orange-S-Fuchsin nachgefärbt. Besonders die letztere Nachfärbung mit dem Gemisch von SQUIRE (cf. LEE MAYER, Grundzüge der mikroskopischen Technik, 1901, p. 211), welche HOLMGREN (1902) warm empfiehlt, leistete ausgezeichnete Dienste.

II. Beschreibender Theil.

A. Die Leber von Ceratodus forsteri.

(Hierzu Taf. XXXV, Fig. 1—3.)

a) Die makroskopischen Verhältnisse.

Die Leber von *Ceratodus* ist ein zweilappiges Organ, das mit seinem oberen Lappen den Magentheil des gerade verlaufenden weiten Darmrohres überdeckt, während der Seiten- oder Unterlappen die rechte Seite des Darmes einnimmt. Beide hängen durch eine schmale Substanzbrücke mit einander zusammen Eine ausführliche Beschreibung von Lage, gröberem Bau und Nachbarbeziehungen der Leber hat A. GÜNTHER (1871) gegeben, es sollen deshalb hier nur diejenigen Punkte des makroskopischen Befundes Erwähnung finden, welche für die Erkenntniss des feineren Aufbaues von Wichtigkeit sein können.

Ich folge hierbei im Wesentlichen GÜNTHER's (1871) Angaben.

Von der Consistenz der *Ceratodus*-Leber sagt dieser: „Die Textur der Leber ist schwammförmig, nicht dicht, in Folge der grossen Weite aller venösen Gefässe und der Gallengänge in ihrem Innern. Einige Theile können wie die Lunge eines Säugethieres aufgeblasen werden." Auch AYERS (1885) beschreibt diese schwammartige Consistenz und sieht den Grund in der grossen Ausdehnung der venösen Räume, die sich nahe der Mitte eines jeden Lappens befinden. Ausserdem hebt er auch die ungewöhnliche Grösse der Lymphräume im Parenchym hervor. Beiden Untersuchern hat, wie mir auch, für die makroskopischen Untersuchungen alkoholgehärtetes Material zur Verfügung gestanden. Es ist nun gewiss leicht verständlich, dass ein so empfindliches Organ wie die Leber bei nicht tadelloser Conservirung leicht zerfallen kann und dann den erwähnten schwammartigen Eindruck zu machen vermag. Auch ich sah verschiedene Lebern, die enorm weich, ja beinahe breiig waren, dagegen erwiesen sich diejenigen, welche von ausgezeichnet conservirten Thieren stammten, keineswegs mehr schwammartig, so dass ich die Consistenz anders benennen zu müssen glaube. Die Leber ist vielmehr weich, etwa wie ein weicher Käse, dabei aber doch durchweg von einer gewissen Festigkeit, die freilich geringgradiger ist als z. B. bei der menschlichen Leber. Die Leber ist von gelbbrauner Farbe und auf der Oberfläche überall mit schwarzen Tüpfelchen gesprenkelt, gerade wie es HYRTL (1845) von der Leber der *Lepidosiren paradoxa* beschreibt. Die schwarze Sprenkelung führt er ganz richtig darauf zurück, dass „die an der Oberfläche kennbaren Verästelungen der gröberen Lebervenen und Pfortaderäste mit schwarzem Pigment gefärbt sind".

Im Verhältniss zu der Grösse des Thieres und dem mächtig entwickelten Spiraldarm ist die *Ceratodus*-Leber eigentlich klein. Bei einem ausgewachsenen, geschlechtsreifen, männlichen Exemplar von 98 cm Länge konnte ich folgende Maasse nehmen:

Oberlappen		Seitenlappen	
Grösste Länge	6,4 cm	Grösste Länge	9,5 cm
„ Breite	5 „	„ Breite	3,4 „
Tiefe des Ausschnittes für die Gallenblase	3,2 „	Grösster Umfang	11 „

Gallenblase. Länge 6 cm, grösste Breite 2,2 cm, Länge des Ductus cysticus choledochus 4,5 cm.

Sehr gross ist die birnförmige Gallenblase, welche auf der Unterseite des Oberlappens gelegen, bei Besichtigung der Bauchorgane von der Ventralseite her nur mit der Kuppe in der Medianlinie des Körpers sichtbar wird und durch einen Ausschnitt des betreffenden Lappens sich vorwölbt.

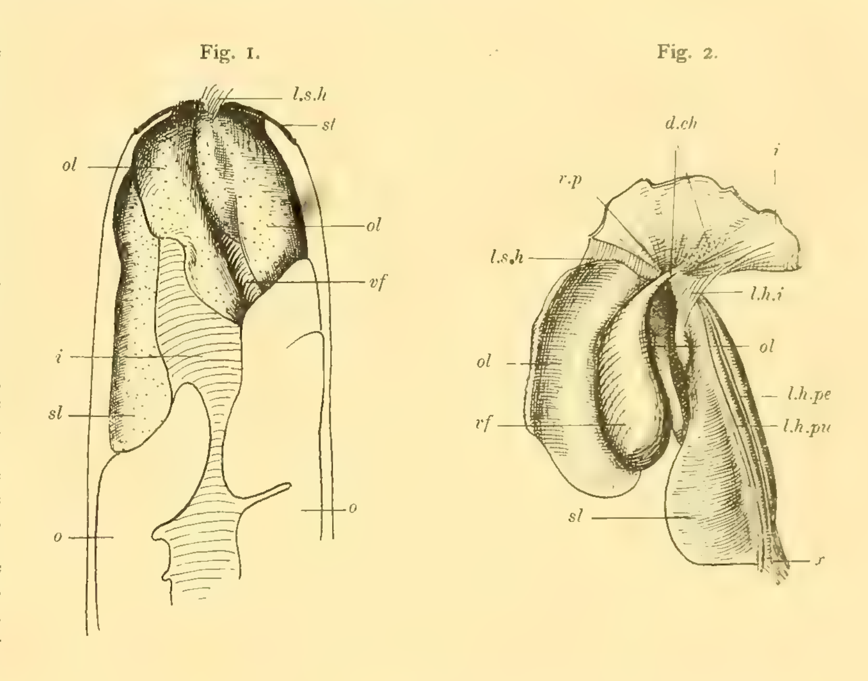


Fig. 1. Die Leber von *Ceratodus forsteri*. Ansicht von der ventralen Seite bei geöffneter Bauchhöhle. *ol* Oberlappen, *sl* Seitenlappen, *vf* Gallenblase, *o* Ovarium, *i* Darm, *st* Septum transversum, *lsh* Ligamentum suspensorium hepatis (ventrale, median gelegene Peritonealduplicatur). $^1/_2$ nat. Grösse.

Fig. 2. Die Leber von *Ceratodus forsteri*. Dorsalansicht des aus dem Körper genommenen und auf horizontaler Unterlage ausgebreiteten Organes. Der durchschnittene Darm (*i*) in seinem erhaltenen Theil nach oben geklappt. Das Septum transversum nicht sichtbar. *d.ch* Ductus choledochus, *v p* Vena portae, *l.h.i* Ligamentum hepato-intestinale, *l.h.pe* durchschnittenes Ligament, das den Seitenlappen der Leber an der oberen Bauchhöhlenwand befestigt (die äussere Lamelle in das parietale Blatt des die Bauchhöhle auskleidenden Peritoneums übergehend), *l.h.pu* Ligamentum hepato-pulmonale (quer durchschnitten). Bei *x* geht ein Peritonealzug zur Peritonealüberkleidung des rechten Ovariums. Sonstige Bezeichnungen siehe Erklärungen zu Fig. 1. $^1/_2$ nat. Grösse.

Wie schon GÜNTHER angab, ist der Seitenlappen in seinem untersten Theil der rechten Geschlechtsdrüse innig verbunden, indem nicht nur die Peritonealumhüllung beide Organe gemeinsam überkleidet, sondern auch eine Anzahl von Blutgefässen durch Geschlechtsdrüse und Leberlappen hindurchziehen, um ihren Weg zur Vena cava inferior zu finden. Diese letztere sammelt das Blut aus dem Schwanz, dem Rumpf und den Abdominalorganen mit Ausnahme von Lunge und Darm, steigt längs der Peritonealüberkleidung der rechten Geschlechtsdrüse in die Höhe, tritt in die hinterste Partie des seitlichen Leberlappens ein, erweitert sich innerhalb desselben, stets nahe der Unterfläche gelegen, und durchdringt ihn, die oben genannte Substanzbrücke und auch den Oberlappen, um dann nach Durchtritt durch das Diaphragma in den Sinus venosus communis einzumünden. Von Wichtigkeit scheint mir die Beobachtung zu sein, dass diese grosse Vene während ihres Verlaufes entlang der Niere und Geschlechtsdrüse von dem Lymphoidgewebe, welches diese Organe umgiebt, eingehüllt wird. Wenn man berücksichtigt, dass in neuerer Zeit die Untersuchungen über das Lymphoidgewebe und die Pigmentzelleninseln in den grossen parenchymatösen Organen des Körpers darin übereinstimmen, dass es sich hierbei um Haufen von Zellelementen in den erweiterten perivasculären Lymphscheiden handelt, wird man mit der Annahme wohl kaum fehl gehen,

dass auch hier die Massen lymphoiden Gewebes in näherer Beziehung zur Gefässwand stehen. Damit ist für die Wanderzellen, von denen vielfach die Rede sein wird, ein Weg von Geschlechtsdrüse zu Leber, resp. umgekehrt gegeben.

Die Vena portae, welche in der Spiralklappenachse des Darmes verläuft, tritt, nachdem sie die Darmwand verlassen und sich in mehrere Gefässe aufgelöst hat, mit der Leberarterie zusammen an die Hinterfläche der Leber, um dort in die beiden Lappen getrennt einzutreten. Auch sie hat innige Beziehungen zu einzelnen Lymphoidmassen, wie sie sich in der Wandung des ganzen Darmes, besonders aber auch, ausgezeichnet durch intensiv schwarze Farbe, in der Axe der Spiralklappe finden. Diese Lymphoidorgane der Spiralklappe hat KLAATSCH (1892) in seiner Studie über die Phylogenese der Milz bekanntlich als Homologon der, bei höheren Thieren dem Darmkanal gegenüber selbständig gewordenen, Milz aufgefasst.

Ueber die Entwickelung der *Ceratodus*-Leber hat SEMON (1901) einige Mittheilungen gemacht. Die Leber bildet sich (im Stadium 40 der Normentafel) als eine unpaare, cranialwärts gerichtete Hervorwölbung der Ventralwand des ventralen Darmlumens und wächst dann cranialwärts in 2 Schläuche aus, die ihrerseits in rascher Folge neue Sprossen treiben. Leider konnte SEMON Berichte über die weiterschreitende Leberentwickelung nicht geben, die von ihm beobachteten jungen Thiere hatten entweder eine Länge unter 2 cm oder dann von mindestens 1—2 Fuss. „Es ist einigermaassen räthselhaft, wo und wie sich die kleinen Exemplare verbergen."

b) Der mikroskopische Bau.

1. Der structurelle Aufbau und die lymphoiden Elemente.

Betrachtet man Schnitte der *Ceratodus*-Leber mit schwachen Vergrösserungen, so fällt auf den ersten Blick auf, dass hier, wie es für die Amphibienleber allgemein gilt, „zweierlei Substanz" vertreten ist. Es handelt sich hier wie dort einmal um das Parenchym, andererseits um grössere Ansammlungen von leukocytären Elementen, die zum Theil als typische Pigmentzellen zu bezeichnen sind. Die letzteren sind jedoch sehr in der Minderheit gegenüber der grossen Masse gewöhnlicher, meist mononucleärer Wanderzellen, die sich, wie die Lymphocyten der höheren Thiere durch einen grossen centralen Kern und einen nur schmalen Protoplasmasaum auszeichnen, und, oft zu grossen Haufen vereint, sich stets in der nächsten Nachbarschaft der Blutgefässe oder Gallengänge finden.

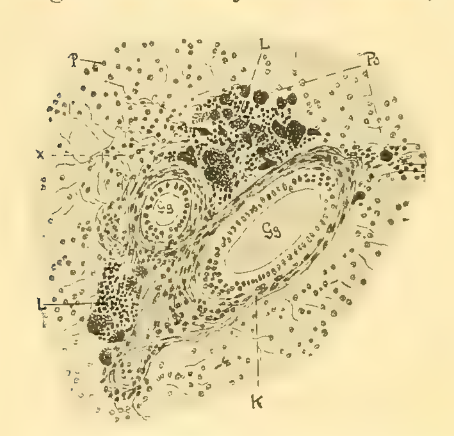


Fig. 3. Leber von *Ceratodus forsteri*. 2 Gallengänge (*Gg*) von einer bindegewebigen Kapsel (*K*) umgeben; *P* das Parenchym. Zwischen der Bindegewebskapsel und dem Parenchym sind zahlreiche leukocytäre Elemente (*L*), welche zum Theil typische Pigmentzellen (*Pi*) darstellen, eingestreut in ein zartes bindegewebiges Reticulum. Färbung: Carmin-Bleu de Lyon. Vergr. der Originalzeichnung 110-fach, der Abbildung 73-fach.

Eine reguläre Gliederung des Parenchyms fehlt der *Ceratodus*-Leber, aber auch hier, wie bei den Amphibien, zeigen die verschiedenen grösseren Gefässe und Ausführungsgänge, die stets in ungefähr gleich grossen Zwischenräumen gemeinsam die Drüsensubstanz durchziehen und durch ihre grosse Weite und eine starke Bindegewebskapsel ausgezeichnet sind, vor allem aber wegen ihrer erweiterten, meist Pigmentzellen enthaltenden Lymphscheiden auffallen, bei schwachen Vergrösserungen eine scheinbare Gliederung des Parenchyms zu einzelnen Lobuli. Bekanntlich haben frühere Untersucher ähnlichen Befundes halber die Amphibienleber als ein aus Läppchen aufgebautes Organ angesehen. Hiezu ist man aber keineswegs berechtigt, denn einmal

wird das Parenchym niemals in geschlossene Partien zerlegt, die, wie bei der Säugethierleber, durch Bindegewebe von einander getrennt sind, und dann kann man niemals eine Beziehung der Drüsensubstanz zu den grösseren Gefässzügen mit ihren lymphoiden Ansammlungen, wie sie sich durch eine bestimmte Lageanordnung äussern müsste, beobachten. RENAUT (1899) hat diesen Lebertypus, den er besonders bei den Batrachiern fand, als pseudolobulären bezeichnet und dem tubulösen der Fischleber gegenübergestellt. Wenn ich diese Bezeichnung nicht aufnehme, so geschieht es deshalb, weil sie meines Erachtens doch leicht die falsche Vorstellung zu erwecken vermöchte, als handle es sich um läppchenähnliche Gebilde. Dies ist aber absolut nicht der Fall. Zudem werde ich in dieser Studie zeigen, dass der „pseudo-lobuläre Batrachiertypus" jedenfalls dem tubulösen Fischtypus nicht gegenübergestellt werden kann, indem er auch bei einzelnen Vertretern der Fische (*Acipenser*) deutlich ausgeprägt sich findet. An den erwähnten grösseren Gefässstämmen sind, wie bei allen Wirbelthieren, zwei Systeme wohl zu unterscheiden, das der Vena hepatica und das der Vena portae, mit welch letzterer die Aeste der Leberarterie und die Ausführungsgänge gemeinsam verlaufen. Für sie hat RENAUT den kurzen Namen der Formatio porto-biliaris eingeführt und betont, dass diese eine bindegewebige Kapsel besitze, welche im Gegensatz dazu den Lebervenenästen nicht zukomme. Diesen Beobachtungen, die er an *Ammocoetes branchialis* anstellte, kann ich mich für *Ceratodus* nicht ganz anschliessen, hier ist auch die Lebervene in ihren Aesten von einer deutlichen, aber schwachen Bindegewebsschicht umgeben. Stets sind die Lebervenenäste ausser durch ihre isolirte Lage dadurch kenntlich, dass sie auf dem Querschnitt nicht rund erscheinen, die dünne Wandung zeigt Einbuchtungen, welche durch den Druck des von den Seiten andrängenden Parenchyms entstanden sind.

Die Formatio porto-biliaris zeichnet sich durch äusserst starke Bindegewebsentfaltung aus, sowohl jedes einzelne Gefäss, als auch alle gemeinsam sind von concentrischen Bindegewebslagen einer beträchtlichen Dicke umhüllt, die, wie Färbungen mit WEIGERT's Resorcin-Fuchsin ergaben, zum grössten Theil sich als breite elastische Fasern erwiesen (Taf. XXXV, Fig. 2). Gegen die Gefässwand hin liegen sie einander enge an, während sie nach aussen zu weniger dicht werden, Lücken zwischen sich lassen, die, je näher dem eigentlichen Parenchym, desto weiter werden. Hier finden sich die kleineren oder grösseren Anhäufungen der Leukocyten und Pigmentzellen, zweifellos, wie es OPPEL (1889) und BRAUS (1896) von der Amphibienleber nachwiesen, in erweiterten Lymphräumen der bindegewebigen Gefässscheide gelagert. Mit Vorliebe scheinen sich diese Lymphräume an den Wandungen der grösseren Gallengänge zu bilden (s. Textfig. 3). Niemals finden sich rothe Blutkörperchen in ihnen, und bei genauerer Beobachtung der Wandung kann man die Lymphräume häufig von einem feinen Reticulum leimgebender und elastischer Bindegewebsfibrillen durchsetzt sehen und denselben, ebenso wie den Innenflächen der Lymphräume selber, typische Endothelkerne angelagert finden.

Die lymphoiden Zellansammlungen finden sich stets inselweise und folgen den Gefässen des portobiliaren Systems, wie den Aesten der Lebervenen bis zur Auflösung in das Capillarsystem. Da nun die Blutgefässe der Formatio porto-biliaris früher sich in Capillaren auflösen als die Gallengänge in ihre später zu erwähnenden Schaltstücke, so findet man häufig kleinere Gallengänge mit angelagerten lymphoiden Massen mitten im Parenchym, ohne dass Blutgefässe in der Nähe verlaufen. Hier und da sieht man auch mitten im Parenchym einen von Zellen ausgefüllten Lymphraum, eine scheinbar gefässlose Insel, in Wirklichkeit wird hier wohl das Blutgefäss oder der Gallengang, dem die Insel attachirt ist, vom Schnitte nicht getroffen sein. Sobald die Blutgefässe sich in Capillaren auflösen oder die Ausführungsgänge, welche sich inzwischen in die Schaltstücke fortgesetzt haben, zu Gallenkanälchen werden, hört jede Beziehung zu den Lymphräumen auf.

Die Leber der Amphibien zeigt neben diesen Lymphräumen im Innern des Organs noch eine

lymphoide Aussenzone, die seit langer Zeit bekannt ist. Bei *Ceratodus* konnte ich dieselbe nicht beobachten, kann ihre Existenz aber auch nicht bestimmt in Abrede stellen, ganz abgesehen davon, dass das Verhalten zu verschiedenen Jahreszeiten und in verschiedenen Ernährungszuständen wechseln könnte. In dem mir zur Verfügung stehenden Leberstückchen war die Randpartie wohl durch zu intensive Einwirkung der Fixationsflüssigkeit (Essigsäure) derart verändert, dass die zelligen Elemente der Leberkapsel und Grenzzone des Parenchyms nicht mehr intact waren, während sich bei Specialfärbungen sehr deutlich eine ziemlich breite Lage von Bindegewebsfibrillen, teils leimgebender, teils elastischer Natur, abhob. In circumscripten Partien dieser Bindegewebskapsel fand ich einige Male auch noch wohlerhaltene rundliche oder mehr polymorphe Pigmentzellen, welche gelbe bis braune Pigmentkörnchen enthielten, andere Male diffus zerstreute Pigmentgranula der gleichen Farbe. Die letzteren werden wohl von zu Grunde gegangenen Pigmentzellen herrühren. Aus diesem Befund geht jedenfalls das Eine mit Sicherheit hervor, dass an einzelnen Stellen die Gefässe oder Gallenwege mit ihren Lymphscheiden direct unter oder in der Kapsel verlaufen, dagegen muss die Frage nach der Existenz einer continuirlichen lymphoiden Aussenzone offen bleiben.

2. Allgemeineres vom Leberparenchym.

Das eigentliche Parenchym erinnert beim ersten Blick an die von der Amphibienleber bekannten Verhältnisse. Große Leberzellen, mit einem runden, der Basalseite der Zelle genähert liegenden Kern, gruppiren sich um die weiten Gallenkanälchen und lassen deren Lage durch eine ausgesprochene Verdichtung des Zellprotoplasmas gegen die Centralkanälchen hin, eine sogenannte „Innenzone“, leicht auffinden (Taf. XXXV, Fig. 1). Besonders bei Präparaten, welche mit Biondis's Dreifarbengemisch behandelt waren, prägte sich dieses Verhältniss doppelt auffallend aus. Die nur in ihren Contouren blass roth-orange gefärbten Gallenkanälchen sind allseits von einer mindestens ebenso breiten, fein gekörnten Zone von intensiv rothgelber Farbe eingefasst. Zu eingehenderen Texturstudien eignen sich besser als die Biondipräparate, Schnitte, die nach Heidenhain mit der Eisenhämatoxylinmethode behandelt wurden. Hier zeigen sich die Gallenkanälchen ausserordentlich deutlich von einer blauschwarzen Linie begrenzt, während die von der Fläche gesehene Wandung, welche ich freilich nicht im Sinne Browicz' (1902) als selbständige Wand, sondern wie die meisten anderen Autoren, insbesondere Eberth (1866), als eine cuticulaartige Modification der secretausscheidenden Zelloberfläche ansehe, einen leicht blaugrauen Ton angenommen hat. Bekanntlich hat Zimmermann (1898) mit der Eisenhämatoxylinmethode an den Secretcapillaren sämmtlicher von ihm untersuchten Drüsen ein feines Kittleistennetz nachgewiesen, welches sich stets dort findet, wo der dem Lumen zugekehrte, also secretabscheidende Theil einer Drüsenzelle an eine Nachbarzelle angrenzt. Ich habe deshalb auch bei den Gallenkanälchen der *Ceratodus*-Leber danach gefahndet, ohne zu positiven Resultaten zu gelangen. Dagegen sah ich das Kittleistennetz, wenn auch weniger deutlich als bei meinen Präparaten von frischfixirten Fisch- oder Amphibienlebern, an einzelnen Theilen des intrahepatischen Gallengangsystemes. Da ich aber bei allen anderen von mir untersuchten Lebern die Zimmermann'schen Befunde über die Kittleisten der Secretkanälchen bestätigt fand, möchte ich meine bei *Ceratodus* negativ ausgefallene Beobachtung auf einen Kunstfehler zurückführen. Wenn mich mein Material der *Ceratodus*-Leber in diesem Punkt im Stiche liess, so kann ich im Uebrigen die Fixation, mit Ausnahme einer mässigen Schrumpfung, welche sich insbesondere an den zu erwähnenden Netzen der Schaltstücke bemerkbar machte, doch recht loben, besonders wenn ich die grossen Schwierigkeiten bedenke, welche sich einer exacten Ausführung der feineren mikroskopischen Technik im australischen Busch naturgemäss entgegenstellen mussten. In seiner erwähnten Arbeit sagt Zimmermann: „Doch ist es mir zuweilen begegnet, dass die Kanalwände überall

schwarzgrau gefärbt erschienen und die Kittleisten in Folge dessen nicht zu erkennen waren. Ich sah dies bei der Leber, dem Pankreas, der Submaxillaris und der Sublingualis aber nur dann, wenn das Material nicht so balde nach dem Tode eingelegt war. Bei ganz frischem Material habe ich dergleichen nie beobachtet.“ Wie weit diese Möglichkeit einer etwas verspäteten Fixation bei meinem Präparat zutrifft, vermag ich nicht zu beurtheilen, betone aber nochmals, dass ich andere nachtheilign Erfahrungen (mit Ausnahme einer leichten Schrumpfung) an demselben in keiner Weise gemacht habe.

Bei genauerer Betrachtung der anfänglich als ziemlich rein tubulös erscheinenden *Ceratodus*-Leber stellten sich bald Verhältnisse heraus, die auf bedeutende Abweichungen von diesem Typus hinwiesen. Vor allem beobachtete ich Beziehungen der grossen, meist zu echten Tubulis angeordneten Leberzellen zu weit kleineren Zellelementen, welche mit den Ausführwegen in Zusammenhang stehen, vielleicht auch diesen zuzurechnen sind. Ich glaube deshalb, der Schilderung des eigentlichen Leberaufbaues, also der Drüsenendstücke, eine Beschreibung der ausführenden Kanäle vorausschicken zu müssen, und werde hierbei den Weg einschlagen: in rückläufigem Sinne die grösseren Ausführgänge, dann die Schaltstücke und schliesslich deren Uebergang in die Leberzellschläuche zu beschreiben.

3. Die Gallengänge.

Die grösseren intrahepatischen Gallengänge zeigen, wie bei allen Wirbelthieren, ein einschichtiges, mässig hohes Cylinderepithel, bei welchem sich die Zellhöhe zur Breite etwa wie 3 : 1 oder 4 : 1 verhält. Während die Höhe der Zellen im Allgemeinen 33–38 μ mass, fand ich die Breite meist um 10 μ herum. Die Zellen selber zeigen bei den verschiedensten Färbungen eine fein granulirte Innenzone, die sich bei Schleimfärbungen tingirt, und welche etwa das innere Drittel der Zellhöhe einnimmt, und eine mehr homogene, heller gefärbte, auf Schleimfarben nicht reagirende Aussenzone. In ihr liegt, stets der Basis genähert, der längsovale Zellkern. An den dem Lumen zugewandten Zellgrenzen vermochte ich einige Male deutliche Kittleisten zu sehen, während eine basale Membrana propria stets leicht und deutlich zu constatiren war. Zwischen den Cylinderzellen liegen nicht selten grosse, bauchige Becherzellen mit typischem basalen Kern (Textfig. 4 *b*). Meines Erachtens handelt es sich hierbei nicht um eine besondere Zellart, sondern, wie das ja vom Darmtractus allgemein bekannt ist, um einen bestimmten Secretionszustand der Gallengangzellen. Häufig fand ich im Lumen der Gallengänge vereinzelte kleine Leukocyten und konnte auch eine Durchwanderung zwischen den Cylinderzellen in der Richtung von aussen nach innen öfters beobachten, wie sie für die menschliche Gallenblase und die grossen Gallengänge von Rüdinger (1895) beschrieben worden ist.

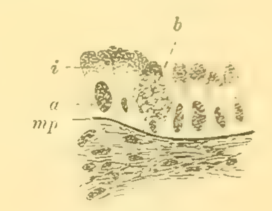


Fig. 4. *Ceratodus forsteri.* Partie aus der Wandung eines grösseren intrahepatischen Gallenganges. *a* Aussenzone, *i* Innenzone der Epithelzellen, *b* Becherzelle, *mp* Membrana propria. Hämatoxylin-Eosinfärbung. Vergr. der Orig.-Zeichn. 480-fach, der Textfig. 320-fach.

Die grösseren Gallengänge finden sich fast nie allein in der Formatio porto-biliaris vielmehr meist zu 2—3 vereint und sind dabei im Verhältniss zu den kleinen mit ihnen verlaufenden Blutgefässen von ganz beträchtlicher Weite. Die Abnahme am Lumen erfolgt (im aufsteigenden Sinne) ziemlich rasch, dabei behält das Epithel seine Zellgrösse und Cylinderform.

4. Die Schaltstücke.

Mit den kleineren Gallengängen bis zu einem Lumen von 30 μ Durchmesser tritt plötzlich ein ganz anders gebautes Kanalsystem in Beziehung. Besonders leicht kann man auf Längsschnitten der Gallengänge beobachteu, wie einzelne Cylinderzellen auseinanderweichen, einen ganz feinen Kanal zwischen

sich entstehen lassen, und wie nun dieses Lumen sich in einen feinen Zellschlauch fortsetzt, der in spitzem Winkel zur Achse des Gallenganges gestellt ist. Ich möchte diese Partien als Schaltstücke bezeichnen, da sie sich morphologisch sowohl von den Gallengängen, als auch den Gallenkanälchen der Drüsenendstücke wohl unterscheiden und, wie ich zeigen werde, mit den als Schaltstücken bezeichneten Partien der Drüsen höherer Wirbelthiere am meisten Aehnlichkeit haben. Das Lumen eines solchen Schaltstückes ist durchwegs ein sehr enges, gewöhnlich 0,8 μ, selbst noch weniger und nur selten bis zu 1,2 μ im Durchmesser. Das enge Lumen ist in seinem Schlauche meist ziemlich central gelegen und von schmalen Wänden umgeben, deren Zellbreite selten über 10 μ, in den meisten Fällen aber nur 4—6 μ beträgt. Dabei finden sich die breiteren Zellen, welche auch durch weniger längsgestreckte, ovale Kerne ausgezeichnet sind, in den Partien des Schaltstücksystems, wo dieses in die Gallengänge überzugehen sich anschickt. Diese cubischen oder wenig langgestreckten Zellen legen sich an der Ausmündung des Schaltstückes an die auseinandergewichenen

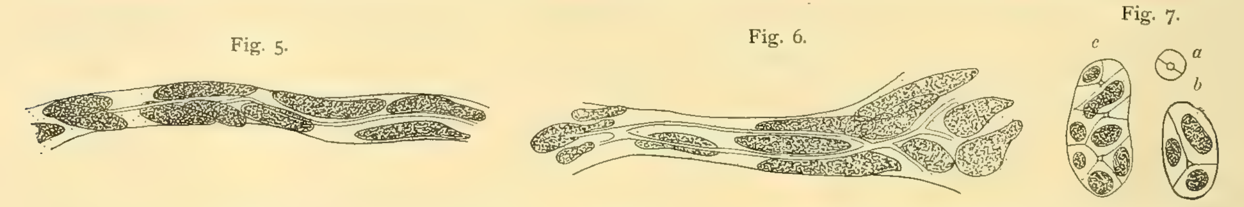


Fig 5. *Ceratodus forsteri* Leber. Schaltstück im Längsschnitt. Färbung: Eisenhämatoxylin-S-Fuchsin. Vergr. der Orig.-Zeichn. 850-fach, der Abbildung 566-fach.

Fig. 6. *Ceratodus forsteri.* Zusammengesetztes Schaltstück, dessen Kanälchen eine Masche bilden. Färbung und Vergr. wie vorige Figur.

Fig. 7. *Ceratodus forsteri.* Querschnitte von einfachen (a u. b) und zusammengesetzten Schaltstücken (c). Die Kittleisten meist gut sichtbar. Färbung und Vergr. wie vorige Figur.

Cylinderzellen des Gallengangs direct an. Nach kurzem Verlauf (im aufsteigenden Sinus) ändert sich die Zellform der Schaltstückzellen und der Verlauf der Schaltstücke selber wesentlich. Die Zellwandung wird schmäler, die Kerne langgestreckter und schliesslich beinahe spindelförmig (Textfig. 5—7), aber das Lumen zeigt stets ungefähr dieselbe Weite, und statt des anfänglich gestreckten Verlaufs der Schaltstücke erfolgt eine reichliche Verästelung und Anastomosenbildung mit benachbarten Schaltstücken. Schon bei schwächeren Vergrösserungen und ge-

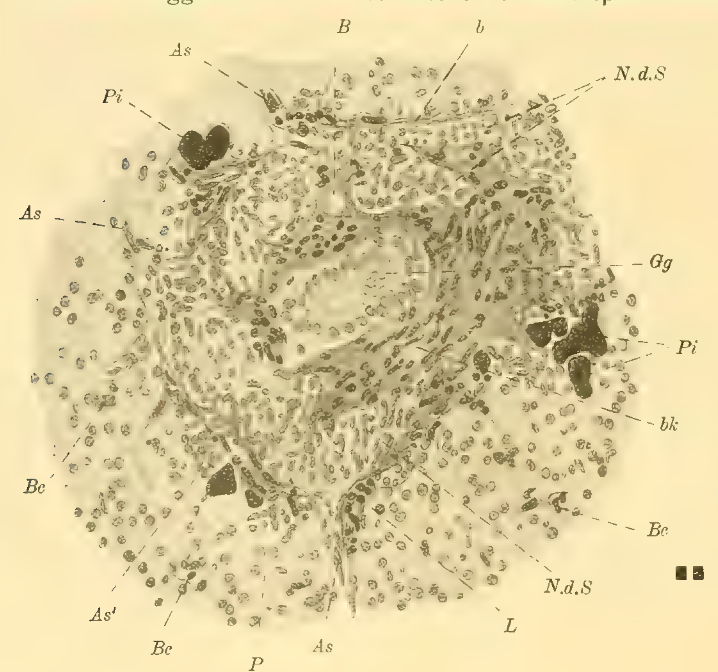


Fig. 8. *Ceratodus forsteri* Leber. Die Umgebung eines kleinen Gallenganges (*Gg*). Um das Epithel desselben findet sich eine derbe Kapsel circulär angeordneter Bindegewebszüge (*bk*). In Lücken der Bindegewebszüge liegen mässig zahlreiche Leukocyten (*L*) und Pigmentzellen (*Pi*). Zwischen der Bindegewebskapsel des Gallenganges und dem Bindegewebe (*b*), welches die Grenze gegen die Leberschläuche (*P*, gekennzeichnet durch die grossen runden Kerne), bildet, findet sich eine reichliche Ansammlung meist länglicher, heller Kerne, sie entspricht den Netzen der Schaltstücke (*N.d.S*). An einzelnen Stellen strahlen aus diesen Netzen langgestreckte Schaltstücke geradlinig in das Drüsenparenchym aus (*A.s*). *Bc* Blutcapillaren. Färbung: Hämatoxylin-Congorot. Vergr. der Orig.-Zeichn. 250-fach, der Abbildung 196-fach.

wöhnlichen Präparaten sind diese Organpartien durch ihren Reichthum an länglichen Kernen, ihr charakteristisches, homogen erscheinendes Protoplasma und ihre scharfe Scheidung von dem streifigen umgebenden Bindegewebe, mitten in die Formatio porto-biliaris eingelagert, erkennbar (Textfig. 8). Besonders auffallend werden aber die Bilder bei Bindegewebs- oder Elastinfärbungen. Es zeigen sich alsdann (Taf. XXXV, Fig. 2) zahlreiche Schaltstücke, theils im Querschnitt, theils längs oder schräg getroffen, durch starke Bindegewebszüge, die ihrerseits nicht nur leimgebende, sondern auch nicht wenig elastische Fasern enthalten, sowie durch Blutgefässcapillaren und schmale Lymphräume von einander getrennt. Da mir diese Partien den Eindruck eines doppelten, in einander geflochteten Netzwerkes von Schaltstücken und Bindegewebszügen machten, möchte ich für sie den Namen: „Netz der Schaltstücke" vorschlagen. Dabei bin ich mir wohl bewusst, dass ich, obwohl ich einzelne Maschen beobachten konnte, den Beweis dafür, dass es sich um eine ausgedehnte echte Netzbildung, und nicht um eine vielfache Verzweigung mit nur gelegentlichen Anastomosirungen der Schaltstücke handelt, zur Zeit nicht erbringen kann. Eine Imprägnation der feinen Kanälchen mit Golgi's Silbermethode gestattete mein sehr spärliches Material nicht, und für genaue Reconstructionen zeigten sich gerade diese Partien des Parenchyms, welche wie das Bindegewebe sich als mässig geschrumpft erwiesen, wenig geeignet. Auch dürfte eine plastische Reconstruction bei den nöthigen sehr starken Vergrösserungen und der Schwierigkeit einer genauen Orientirung der auf einander folgenden Schnitte eine sehr schwere und zeitraubende Aufgabe sein. Wenn ich trotz des mangelnden sicheren Beweises doch von einem Netzwerk der Schaltstücke spreche, so vermag wohl ein Blick auf die Textfig. 9 besser als eine lange Ausführung diese Benennung verständlich zu machen.

Die Zellbreite verhält sich in diesem Netz der Schaltstücke stets annähernd gleich, ebenso steht es mit dem Lumen, das nur an den Verzweigungsstellen kleine Erweiterungen des Röhrensystems zeigt. Diese sonst sehr engen Lumina sind nur bei starken Vergrösserungen sichtbar, ebenso wie



Fig. 9. Leber von *Ceratodus forsteri*. Partie aus dem Netz der Schaltstücke. Das Parenchym gegenüber dem Bindegewebe leicht getönt. Das Präparat zeigt die Erscheinungen einer mässigen Schrumpfung, so dass die Bindegewebszüge nicht überall den Schaltstückschläuchen direct anliegen, sondern Lücken zwischen beiden Geweben entstanden sind. Die Schaltstücke *S* sind theils längs, theils quer oder schräg getroffen, enthalten ein sehr enges Lumen, an welchem, auf Querschnittsbildern, die begrenzenden Kittleisten sichtbar sind. *L* Leberzellen der Endschläuche, *Bc* Blutcapillare. Bei *x* strahlt ein Schaltstück aus dem Netz aus, um zu Endschläuchen hinzuführen. Färbung: Eisenhämatoxylin-Orange-S-Fuchsin. Vergr. der Orig.-Zeichn. 850-fach, der Abbildung 566-fach.

erst bei diesen der feinere Aufbau dieses eigenartigen Organtheiles, bei dem es a priori nicht leicht ist zu entscheiden, ob er zu den Ausführwegen oder den secretorischen Partien gehört, zu erkennen ist. Auf Querschnitten fand ich fast stets 3 Zellen um ein enges dreieckiges Lumen, in dessen Ecken deutliche

Querschnitte von Kittleisten sich fanden. Auf diesen Bildern waren auch stets die Zellgrenzen recht deutlich, welche auf Längs- und Schiefschnitten meist nicht zu erkennen waren. Das weist ebenso wie die langgestreckte Gestalt der Kerne auf eine ziemlich gedehnte schmale Zellform hin. Das Aussehen der Schaltstückzellen ist bei schwächeren Vergrösserungen ein eigenthümlich glasiges, homogenes, oft muss man direct an hyaline Zellmassen denken, aber bei stärksten Vergrösserungen wird man stets eine feinste Granulirung gewahr. Auf Eisenhämatoxylin-Fuchsinpräparaten sind die Schaltstücke durch einen bläulicheren Ton gegenüber den Leberschläuchen charakterisirt, die Entfärbung geht hier langsamer vor sich, während die S-Fuchsinlösung weniger intensiv eindringt. Gegenüber den Gallengangcylinderzellen setzen sich die Schaltstückzellen einerseits durch ihre cubische bis langgestreckte Gestalt, andererseits durch das Fehlen von Aussen- und Innenzone, sowie die längliche Kernform scharf ab, die ganz gleichartige Kernstructur lässt aber doch erkennen, dass beide Zellformen wohl von gleichwerthigen Zellen durch verschiedene Umwandlung entstanden sind.

Aus den Schaltstücknetzen strahlen radienartig langgestreckte, unverästelte Schaltstücke in das secernirende Parenchym aus (Taf. XXXV, Fig. 2 *AS*; Textfig. 8 *As*; Textfig. 9 *x*), und die zwischen den Lebertubulis nicht selten zu beobachtenden langgestreckten Kernreihen länglicher, fast spindeliger Kerne, welche ich anfangs für feinste Blutgefässe zu halten geneigt war, sind stets solche gerade verlaufenden Schaltstücke, die nur von einer Membrana propria umgeben sind. Auf ihrem Verlauf kommen sie öfters in Berührung mit Blutcapillaren, und dann kann man ihrer Membrana propria typische Endothelkerne angelagert sehen. Das Lumen dieser Schaltstückpartien ist keineswegs immer genau central gelegen, scheint also in seiner Lage von der wechselnden stärkeren oder geringeren Ausbildung der Schaltstückwand abzuhängen. In vielen Fällen findet man, wie auf Textfig. 7a u. b, nur ein Lumen, doch sah ich öfters längere Schaltstücke mit 2, selbst 3 nur durch eine Zelllage getrennten Lumina, die durch Anastomosen zuweilen sich wie ein ausserordentlich in die Länge gezogenes feinstes Netzwerk verhielten (Textfig. 6 u. 7a).

Indem die radienartig ausstrahlenden Schaltstücke nun immer mehr in das Innere der secernirenden Lebertheile sich begeben, gehen sie in verschiedener Weise in die Endstücke der Drüse über. In den einfachsten Fällen ist dieser Uebergang ein rein continuirlicher, indem das Schaltstücklumen sich erweitert und in ein Secretkanälchen mit den charakteristischen Einschnürungen übergeht, und indem sich die Zellen der Leberschläuche direct an die Zellen des Schaltstückes anlegen; meist jedoch findet sich dieser Uebergangsmodus durch einen anderen ersetzt. Aehnlich wie es seit längerer Zeit von den Schaltstücken im Pankreas der höheren Wirbelthiere bekannt ist, setzen sich auch hier die Schaltstücke in das Innere der meist gewundenen Lebertubuli fort, es kommt zur Erscheinung der sogenannten centrotubulären Zellen.



Fig. 10. Leber von *Ceratodus forsteri*. Leberzellschlauch im Längsschnitt, der in seinem Innern mehrere centrotubuläre Zellen (*c*) enthält, für dieselben besonders charakteristisch ist das homogene Plasma ihres Zellleibes sowie der langgestreckte Kern. Bei *x* waren die Zellgrenzen nicht deutlich zu erkennen, offenbar weil diese Partien schräg angeschnitten waren. Färbung: Eisenhämatoxylin-S-Fuchsin. Vergr. der Orig.-Zeichn. 850-fach, der Abbildung 566-fach.

Auf Taf. XXXV, Fig. 1, sowie den Textfig. 10—14 habe ich eine ganze Reihe derartiger Bilder wiedergegeben. Direct beweisend sind nur Querschnitte, und auf diese habe ich deshalb auch besonders gefahndet. Auf ihnen (Taf. XXXV, Fig. 1) kann man unschwer im Innern eines Leberzellschlauches einen zweiten, viel kleineren Tubulus, eben das centrotubulär liegende Schaltstück sehen, seinerseits durch kleine Zellen mit kleinen Kernen und den bekannten sehr engen 1—3 Lumina charakterisirt. Solche Bilder eignen sich am besten zu Messungen, und diese ergaben z. B. bei einem Durch-

messer des Lebertubulus von 45—55 μ in demselben ein Schaltstück von 9—12 μ mit einem centralen Lumen von etwa 1 μ Weite, während seitlich den centrotubulären Zellen anliegende Gallenkanälchen, wie sie öfters gesehen werden (Textfig. 10), schon eine Weite von 2,5—3,5 μ besitzen. — Nicht immer ist dieses Verhalten des in den Lebertubulus eingestülpten Schaltstückes so einfach, als es nach der bisherigen Beschreibung vielleicht erscheinen möchte. Der Grund liegt in verschiedenen Complicationen, die mit der Endverzweigung der Schaltstückkanälchen in die zwischenzelligen Gallenkanälchen und mit den Umwandlungen der centrotubulären Schaltstücke zusammenhängen. Häufig beobachtet man nämlich Bilder, wie auf Textfig. 11, wo zwischen den centrotubulären Zellen sich kein centrales Lumen, dagegen in Ein- oder Mehrzahl ein sehr enges Kanälchen, wie es für das Schaltstücklumen charakteristisch ist, an der Aussenseite

Fig. 11.

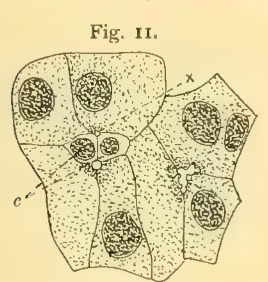


Fig. 12.

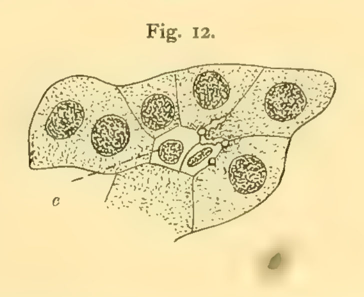


Fig. 13.

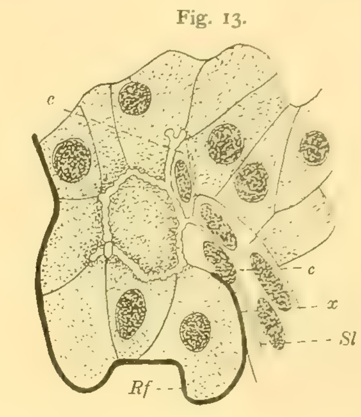


Fig. 11 u. 12. Leber von *Ceratodus forsteri.* Zellschläuche mit Querschnittsbildern centrotubulärer Zellen (*c*). Auf Fig. 11 an denselben 2 Gallenkanälchen verschiedener Weite, von denen das mit *x* bezeichnete als einem engen Schaltstücklumen entsprechend anzusehen ist. Färbung und Vergr. wie vorige Figur.

Fig. 13. Leber von *Ceratodus forsteri.* Echte monocytische Gallenkanälchenmasche. *c* centrotubuläre Zellen, sie umschliessen das Schaltstücklumen *Sl.* *Rf* Radiärfaser, welche bei *x* zwischen Schaltstück- und Leberzelle in das Drüsenendstück sich einschiebt. Färbung und Vergr. wie vorige Figuren.

der im optischen Querschnitt getroffenen Schaltstückzellen quer durchschnitten findet. Ebenso wiesen mich Bilder, wo neben einem typisch ausgebildeten Gallenkanälchen centrotubulär eine einzige Schaltstückzelle lag, darauf hin, dass in den letzten Endverzweigungen der Schaltstücke Umwandlungen vor sich gehen, welche den typischen Bau von in die Drüsenendstücke eingestülpten Schaltstücken durch einen atypischen ersetzen. Aus vorerst nicht zu ermittelnder Ursache haben sich in diesen letzteren Fällen einzelne Schaltstückzellen weiter in den Tubulus hineingeschoben, als das mit centralem Lumen versehene Schaltstück selber. So können also einzelne centrotubuläre Zellen direct neben die Gallenkanälchen zu liegen kommen (Textfig. 13, siehe die obere centrotubuläre Zelle), oder das enge Schaltstücklumen kann nach Lockerung des Zellverbandes der Schaltstückzellen aus dem Centrum zwischen ihre Seitenwände und schliesslich, bei Betheiligung der secernirenden Leberzellen, zwischen Schaltstück- und Drüsenzellen treten (Textfig. 11). Diese Beobachtung scheint mir deshalb besonders interessant zu sein, weil zur Bildung dieses extracentralen, feinen Kanälchens die Betheiligung von Drüsenzellen nothwendig wird, falls man nicht, wie nur noch ganz vereinzelte neuere Forscher, den feinsten Gallenkanälchen eine eigene Wandung zuschreibt. Die für die centralen Schaltstücklumina vorhandene, durch die Schaltstückzellen repräsentirte Wandung ist aber bei der erwähnten Umlagerung der Verhältnisse nur noch einseitig vorhanden. Es hat also der Mitwirkung verschiedenartiger Zellen mindestens einer Leber und einer Schaltstückzelle bedurft, um das extracentral, genauer bezeichnet, sogar (zur Schaltstückzelle) peripher gelegene, Schaltstückkanälchen zu bilden. Daraus darf man wohl, ohne sich auf das Gebiet vager Hypothesen zu begeben, den Schluss ziehen, dass Leberzelle und Schaltstückzellen in ihrer Function eine gewisse Aehnlichkeit haben müssen. Wie weit jedoch ihre functionelle Aehnlichkeit geht, vermag ich nicht zu sagen.

Die feinen, zu den Schaltstückzellen auf Querschnitten peripher gelegenen „Schaltstücklumina“ sind gewiss nur von kurzem Verlauf. Dafür spricht einerseits die Seltenheit solcher Bilder, welche ich im Uebrigen fast nur auf Querschnitten zu sehen vermochte, und dann die theoretische Erwägung, dass die Leberzellen wohl jedes Lumen, das sie berühren, zu einem directen Abfuhrweg wählen werden. Würden aber auch diese feineren Kanälchen auf weitere Strecken verlaufen und Secretionsflächen sein, wie sie die Zellwand der Leberzellen bei der Bildung der Gallenkanälchen darstellen, dann wäre es recht unverständlich, warum nicht auch hier eine Erweiterung der Kanälchen zu der Weite der Gallenkanälchen in den Drüsenendstücken statthätte. Die weiten Secretkanälchen müssen aber, da die Fische durchwegs viel engere besitzen, als ein Adaptivcharakter der Dipnoer angesehen werden und sind also als nothwendig zu betrachten. Demgegenüber würden solch feinste Kanälchen eine viel geringere Secretionsfläche darstellen und also recht wenig leistungsfähig sein. So sehe ich sie, wie gesagt, nur als kurze Verbindungskanälchen zwischen Gallenkanälchen und centrotubulär liegenden Schaltstückkanälchen an.

Der Uebergang vom Schaltstücklumen in die Gallenkanälchen der Leberschläuche erfolgt durch eine rasche, trichterförmige Erweiterung, die sich dort findet, wo die centrotubulären Zellen des Schaltstückes mit ihrem Scheitel an Leberzellen stossen (Textfig. 13). Von einem Schaltstück, das sich gegen sein Ende durch Verästelung compliciren kann (Textfig. 14), gehen Aestchen ab, welche in Gallenkanälchen überführen. Ausserordentlich häufig bilden diese letzteren nahe bei ihrem Ursprung cytozonale Maschen, sei es um Drüsen —, sei es, wie es häufiger vorkommt, um vereinzelte Schaltstückzellen oder ganze Schaltstücke herum (Textfig. 13 u. 14).

Fig. 14.

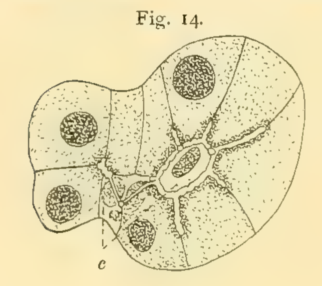


Fig. 14. Querschnitt durch einen complicirten Lebertubulus von *Ceratodus forsteri*, in dessen unterer Wand 3 Schaltstückzellen ein enges Lumen umschliessen, von welchem 2 kleine Kanälchen ausstrahlen, die sich zu Gallenkanälchen erweitern. In der Mitte des Tubulus eine monocytische Masche des Gallenkanälchens um eine centrotubuläre Zelle herum. Färbung und Vergr. wie vorige Figuren.

Fig. 15.

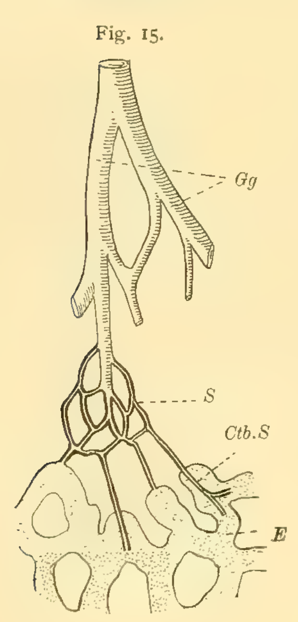


Fig. 15. Schema des (wahrscheinlichen) Aufbaues des Röhrensystems in der *Ceratodus*-Leber. *Gg* Gallengänge, *S* Schaltstücke, *Ctb.S* centrotubuläres Schaltstück, *E* Leberendstücke.

Nach diesen Ausführungen glaube ich das Röhrensystem der *Ceratodus*-Leber in Kürze folgendermaassen charakterisiren zu können, wobei ich auf nebenstehendes Schema (Textfig. 15) verweise:

1) Die weiten Gallengänge verästeln sich (im aufsteigenden Sinne) vielfach zu kleineren Gallengängen.

2) Aus diesen gehen Schaltstücke hervor, welche nach kurzem Verlauf sich verästeln und mit benachbarten anastomosiren — es entsteht das Netz der Schaltstücke, aus welchem gerade verlaufende, radienartige Schaltstücke zur Verbindung mit den Leberschläuchen abgehen.

3) Für den Uebergang der Schaltstücke in die Endstücke besteht ein zwiefacher Modus:

a) Der erste und einfachere zeigt eine continuirliche Fortsetzung des Schaltstückes in der Weise, dass sich das Lumen bedeutend erweitert und an die Schaltstückzellen sich Drüsenzellen anreihen.

b) Beim zweiten Modus findet sich eine Einstülpung der Schaltstücke in die Tubuli hinein, somit entstehen Bilder von centrotubulären Zellschläuchen und, indem einzelne Schaltstückzellen sich weiter

als der Schlauch zwischen die Leberzellen einschieben, von centrotubulären Einzelzellen. Ausserdem können die centrotubulären Schaltstücke sich so umwandeln, dass ihr Centrallumen verloren geht und das „Schaltstückkanälchen“ vor seinem Uebergang in ein Gallenkanälchen für kurze Zeit auf die Aussenfläche der centrotubulären Zellen zu liegen kommt.

Durch rasche Erweiterung gehen aus dem Schaltstückkanälchen die Gallenkanälchen hervor, die an ihrer Uebergangsstelle mit Vorliebe cytozonale Maschen um Schaltstücke, Schaltstückzellen oder echte Drüsenzellen herum bilden.

5. Die Endstücke (Leberzellbalken).

Nach der aus descriptiven Gründen vorausgeschickten Schilderung des Röhrensystems der *Ceratodus*-Leber gehe ich nunmehr dazu über, die Leberschläuche zu beschreiben. Ich habe bereits erwähnt, dass bei flüchtiger Untersuchung die *Ceratodus*-Leber den Anschein eines netzig-tubulösen Baues gewährt, und es wird diese Bemerkung nicht erstaunlich erscheinen, wenn ich daran erinnere, wie bis vor wenigen Jahren selbst die Amphibienleber, von der wir doch heute wissen, dass sie zeitweise ganz beträchtlich vom tubulösen Charakter abweicht, durch die meisten Autoren, insbesondere durch Retzius (1892) als eine rein tubulöse Drüse geschildert wurde. Dass aber der tubulöse Charakter bei der Leber von *Ceratodus forsteri* nicht rein erhalten sein wird, scheint mir bei genauerem Zusehen schon daraus hervorzugehen, dass man in einzelnen Leberpartien sehr lange suchen muss, um echte Tubuli im Querschnittsbild zu Gesicht zu bekommen. In anderen Partien sind sie häufiger, und dann kann man sehen, wie meist 3—4 grosse Drüsenzellen sich um ein 2,5—3,5 μ weites Gallenkanälchen, das keineswegs immer genau central sich findet, gruppiren. Ueber den Bau derjenigen Leberpartien, wo dieser tubulöse Charakter verschwunden ist, gewähren insbesondere Fuchsin- und Elastinpräparate etwelche Aufklärung. Finden sich doch auf derartigen Präparaten (Taf. XXXV, Fig. 1 *Rf*, Fig. 2 *x*), schon bei relativ schwachen Vergrösserungen sichtbare, lange, bisweilen recht dicke und geschlungene Fasern, welche das Parenchym durchziehen. Ihrer Natur nach ist der grösste Theil zweifellos den leimgebenden Bindegewebsfasern zuzuzählen, während andere, weniger zahlreiche Fasern (Taf. XXXV, Fig. 2 *x* und 2a *EF* und *Q*), die sich mit Weigert'schem Resorcin-Fuchsin hellgrau färben (dabei ist ein Unterschied gegenüber den dunkler gefärbten elastischen Fasern der Gefässwände vorhanden), elastischen Elementen nahestehen. Niemals konnte ich zu den beiderlei Fasern gehörige Kerne nachweisen. Dadurch und durch ihre gleich zu beschreibende Lage scheinen sie mir einem Theil jenes Leberstützgewebes, das, zwischen Leberzellen und Blutcapillarendothelien gelegen, von Oppel 1891 mit dem Namen: Gitterfasern belegt wurde, anzugehören. Solche Gitterfasern finden sich bei allen Cranioten und lassen zweierlei Arten unterscheiden, dickere Fasern von längerem Verlauf, die sich mehrfach verästeln können und, da sie bei der Säugethierleber radienartig die Läppchen durchziehen, „Radiärfasern“ (v. Kupffer 1876) genannt wurden, und feinere Fasern, die zwischen ihnen ein dichtes Netz bilden, die sogenannten „umspinnenden Fasern“. Beide Systeme finden sich besonders dicht angeordnet um die Blutgefässe, Gallenwege und Lymphräume. Ueber ihre Natur bestehen verschiedene Auffassungen. v. Ebner (1899) hält sie, weil sie sich mit Orceïn nicht färben, für collagene Bündel und Bündelchen, während v. Kupffer (1899) und Oppel (1900) ihnen eine elastische Natur zuschreiben, ohne sie mit elastischen Fasern zu identificiren. Ich möchte die oben beschriebenen Bindegewebsfasern der *Ceratodus*-Leber den Radiärfasern homolog erachten, obgleich ich die speciellen Färbemethoden, welche für die Gitterfaserfärbung angegeben wurden, nicht anzuwenden in der Lage war. Der Verlauf dieser Bindegewebselemente ist besonders typisch (vergl. insbesondere Taf. XXXV, Fig. 1). Sie

umziehen die echten Tubuli, stets den Drüsenzellen angelagert und vom Endothel der Blutcapillaren überdeckt, wie ein dichtes Netz von meist circulär verlaufenden Fäden, die gewöhnlich den Drüsenschlauch nicht ganz ringsum umfassen, also nur Halbkreis- oder $^3/_4$ Kreistouren beschreiben. Dort aber, wo echte Tubuli wenig zahlreich sich finden und statt dessen die Drüsenelemente anscheinend mehr zu Zellhaufen gelagert sind, dringen diese Bindegewebsfasern zwischen die Drüsenzellen ein (Taf. XXXV, Fig. 1), ebenso wie sie auch, eingestülpten Schaltstücken angelagert, ins Innere eines Tubulus gelangen können (Textfig. 13 *x*). Niemals aber kommen sie in Berührung mit Gallenkanälchen oder Schaltstücklumina, sind vielmehr stets durch Zellpartien von diesen getrennt.

Aus diesem Verhalten der Bindegewebselemente kann, wie mir scheint, leicht ein Rückschluss auf die Structur des Drüsenaufbaues der *Ceratodus*-Leber gezogen werden. Nach unseren bisherigen Kenntnissen von der Fischleber ist diese ein Organ, in welchem 2 Netzwerke, das der Lebertubuli und das der Blutcapillaren, durch einander geflochten sind. Hier berührt also niemals ein Tubulus mit seiner Seitenfläche einen Nachbartubulus, stets aber wird er von ihm durch eine Blutcapillare getrennt. Bei der entwickelten *Ceratodus*-Leber aber ist das Verhalten ein anderes (Taf. XXXV, Fig. 1). Auch bei *Ceratodus* wird wohl in der Ontogenie ein einfacher Schlauchtypus das Primäre gewesen sein, es erfolgt dann die Netzbildung der Tubuli, welche ihrerseits bereits von den Radiärfasern, wie ich die erwähnten Bindegewebsfasern aus später auszuführenden Gründen bezeichnen möchte, umzogen sind. Schliesslich aber ziehen sich, wie mir scheinen will, die Blutcapillaren stellenweise zurück, und nun kommt an solchen Stellen Tubulus an Tubulus zu liegen. An den Entstehungsmodus dieser Zellhaufen erinnern aber auch fernerhin die zwischen die Drüsenzellen eingeschobenen Radiärfasern. In den Zellhaufen kann, wenigstens theoretischen Erwägungen nach, der tubulöse Charakter sicherlich gewahrt bleiben, und dass dieser Fall gewiss gar nicht so selten ist, dafür sprechen Bilder, in welchen solche Zellhaufen durch Radiärfasern scharf zergliedert werden. Wo sich aber diese Fasern finden, da können sich keine Anastomosen der Zellschlauchkanälchen ausbilden. Immerhin scheint mir dieser Zustand nur eine erste Etappe der Umbildung der rein netzigen Schlauchdrüse zur conglobirten Drüse zu sein, und an den Stellen, wo ich in solchen Zellhaufen cytozonale Gallenkanälchen-Maschen fand, muss schon ein anderer Zustand an ihre Stelle getreten sein. Die Radiärfasern müssen sich zwischen den Leberschläuchen zurückgezogen haben, oder durch eine Vermehrung der Leberzellen zurückgedrängt worden sein. Nun, da Leberzellen verschiedener Schläuche direct an einander zu liegen gekommen sind, können sich Anastomosen der Seitenkanälchen bilden und cytozonale Maschen zu Stande kommen.

Leider bin ich nicht in der Lage, über den genaueren Aufbau der Zellhaufen hier sichere Angaben zu machen. Insbesondere lässt sich die Frage, ob dieselben vielleicht, wie es Braus (1896) von der *Proteus*-Leber beschrieben hat, Zellplatten darstellen, ohne Reconstructionen, die ich leider vorzunehmen nicht in der Lage war, nicht entscheiden. Neben den Zellplatten sah Braus bei *Proteus* auch Reductionen an Leberzellbalken, Schläuche, die auf Querschnitten nur aus 2 Zellen mit einem zwischenliegenden flächenständigen Gallenkanälchen bestanden, und fasste auch deren Vorkommen als wichtige Symptome der Umwandlung im Drüsenbau auf. Ich konnte einwandsfreie Bilder solcher zweizelligen Schläuche in der *Ceratodus*-Leber nicht beobachten, und Fälle, in denen sich mir Bilder von flächenständigen Gallenkanälchen darboten, musste ich, dem ganzen Verhalten zum umgebenden Parenchym nach, stets als Quer- oder Schrägschnitte blinder Seitenkanälchen ansehen (Taf. XXXV, Fig. 2a).

Diese Seitenkanälchen, auf die ich schon mehrfach kurz zu sprechen kam, sind bei *Ceratodus* ebenso häufig und ebenso deutlich ausgebildet wie bei den Amphibien. Sie verlaufen stets zwischenzellig und können die Leberzellen bis auf etwa $^2/_3$ ihrer Höhe an einer Seitenwand begleiten, niemals jedoch

erreichen sie die Basalfläche der Leberzelle. An Weite entsprechen sie mehr oder weniger axialen Gallenkanälchen der Leberbalken. Bekommt man Längsschnitte von typischen Tubulis zu Gesicht, dann kann man, wie es von den Lebern der verschiedensten Wirbelthiere beschrieben wurde, eine deutliche winklige Knickung des axialen Secretkanälchens beobachten, deren Grund in dem Prominiren der Zellmitte jeder einzelnen Drüsenzelle gegenüber den zurückbleibenden seitlichen Zellpartien liegt. Von den Knickungsstellen aus entspringt jeweils ein Seitenkanälchen.

Ich habe in der Einleitung auf die Bedeutung dieser Seitenkanälchen für die Umwandlung der tubulösen Leber hingewiesen und demgemäss, sobald ich bei *Ceratodus* ihren Reichthum gewahrte, nach Maschenbildungen gesucht. In der That finden sich cytozonale Maschen (Textfig. 13, 14, 16 u. 17) bei *Ceratodus* keineswegs selten, und zwar in den allermeisten Fällen, jedoch nicht ausnahmslos dort, wo die Lebertubuli durch Einstülpung von Schaltstücken verändert sind. Dort umkreisen sie vereinzelte centrotubuläre Zellen oder centrotubuläre Schaltstücke, während Bilder, wie auf Textfig. 13, wo eine echte Leberzelle von einer monocytischen Masche umschlossen wird, seltener sind. Ob vasozonale Maschen vorkommen, somit der Grundtypus ein netzig-tubulöser ist, diese Frage kann ich zur Zeit nicht entscheiden, da bei der Grösse der Drüsenzellen die Maschen, wenn sie vorkommen, ebenfalls eine beträchtliche Grösse haben müssen und die Wahrscheinlichkeit, eine solche auf dünnen Schnitten in ihrem ganzen Verlauf zu treffen, eine minimale ist. So gelang es mir, trotz eifrigen Suchens danach, niemals, eine solche zu finden. Dennoch zweifle ich keinen Augenblick daran, dass der Grundtypus ebenso wie bei den Fischen und Amphibien, so auch bei *Ceratodus* als ein netzig-tubulöser zu bezeichnen ist, welcher, wie bei der Amphibienleber, mit welcher die *Ceratodus*-Leber ja so viele Aehnlichkeit hat, in einzelnen Partien sich rein erhalten hat, in anderen Modificationen eingegangen ist. Dabei möchte ich noch ganz besonders darauf hinweisen, dass diese Verhältnisse, wie es z. B. BRAUS bei *Salamandra* sah (cf. Einleitung, p. 340, resp. 8), sehr wohl grösseren zeitlichen Schwankungen unterworfen sein können, über welche ich leider bei meinem beschränkten Material absolut keine Angaben machen kann.

6. Feinere histologische Einzelheiten.

Es bleibt mir noch übrig, einige Worte über die feinere Histologie der *Ceratodus*-Leber beizufügen.

Die grossen Leberzellen, welche manchmal einen maximalen Durchmesser bis zu 40 μ zeigen, haben, solange sie echten Tubulis angehören, eine pyramidenähnliche Gestalt, wobei die abgestumpfte Spitze gegen das Secretkanälchen zu gelegen ist und dessen Wandung mitbilden hilft. In den Zellhaufen und an den Verzweigungsstellen der Gallenkanälchen kann ihre Form eine andere werden, aber stets grenzen mehr oder weniger platte Flächen der Drüsenzellen an einander. In ihrem Innern findet sich gewöhnlich ein einziger grosser und runder Kern von 9—11 μ Durchmesser, bisweilen aber auch 2, sogar 3 analog gestaltete Kerne. Seiner Lage nach kann man den Kern meist als der Basalseite der Zelle genähert beschreiben, doch nimmt er auch gar nicht so selten das Centrum der Zelle ein. Vor allem seine rundliche Gestalt daneben aber auch seine reichliche Chromatinsubstanz und die Mehrzahl der Nucleolen charakterisiren ihn gegenüber den länglicheren, schmäleren Endothelkernen, den kleineren Leukocyten und den langgestreckten, schmalen Kernen der Schaltstücke. Die Drüsenzelle zeigt eine deutliche Wabenstructur, in deren Maschen feinste und gröbere fuchsinophile Granula in grosser Zahl gelagert sind. Während dieses Maschenwerk im Zellinnern relativ grob ist und dort die Granula spärlich zu treffen sind, ist das Protoplasma an den Zellgrenzen, namentlich aber gegen das Secretkanälchen hin sehr verdichtet und durch

reichlichere Körnelung ausgezeichnet. Zwischen den im Zellcentrum weiten, an der Zellperipherie engen Maschen des Wabenbaues finden sich grössere oder kleinere Hohlräume, welche, wie ich aus Analogien zu schliessen mich für berechtigt halte, im Leben wohl mit Fetttröpfchen und Glykogenschollen erfüllt gewesen sein werden, die aber durch den Alkohol bei der Härtung extrahirt wurden. Gegen das Centrallumen der Tubuli hin fanden sich in den Leberzellen noch andere Einschlüsse, grobkörnige, gelbliche Kügelchen, die sich auf gefärbten Schnitten vermöge ihrer Eigenfarbe stets gelblicher färbten als die übrigen Zellgranula (Taf. XXXV, Fig. 1). Ihrer Lagerung wegen, und weil diese Kügelchen von verschiedener Grösse waren, glaube ich sie für Secretgranula halten zu müssen, welche im Leben wohl als Tröpfchen vorhanden waren und erst durch die Fixation zu Körnchen gefällt wurden.

Von Interesse ist sicherlich, dass ich diese gelblichen Secretgranula der Innenzone der Leberzellen auch in einzelnen centrotubulären Schaltstückzellen deutlich beobachten konnte. Das wirft ein, wenn auch schwaches, Licht auf die Bedeutung dieser Zellformen. — Eine eigentliche Membrana propria konnte ich an den Leberendschläuchen nirgends nachweisen. Darin stimmen also meine Beobachtungen mit so vielen anderen Autoren (z. B. Ebner 1899, Stöhr 1903), welche ebenfalls das Fehlen einer Membrana propria als für die Leber typisch ansehen. Damit würde also die Leber in einen gewissen Gegensatz zu allen anderen Drüsen zu stellen sein, eine Ansicht, die freilich noch von manchen Autoren bestritten wird.

Die Gallenkanälchen halte ich wie die meisten Autoren, trotz der Einwendungen, welche in neuerer Zeit gemacht wurden (Browicz 1902), für wandungslos und möchte hier nicht auf diesen alten Streit eingehen, der in Oppel's Lehrbuch (p. 911 ff.) historisch genau und ausführlich dargestellt ist. Meine Ansicht schliesst sich eng an R. Krause's (1893) Beobachtungen an, und wie er, so sehe auch ich in der Gallenkanälchenwand kein selbständiges Gebilde, sondern nur eine Modification der Ektoplasmaschicht der Leberzellen. An den Gallenkanälchen von *Ceratodus* fand ich ausserordentlich zahlreiche ringförmige Einschnürungen, nicht selten beutelförmige Anhänge (Textfig. 16) und ziemlich beträchtliche Erweiterungen an den Verästelungsstellen (Textfig. 17 *x*), also Befunde, die sich voll und ganz mit denen decken, welche Braus von *Siredon* und anderen Amphibien beschrieben hat.

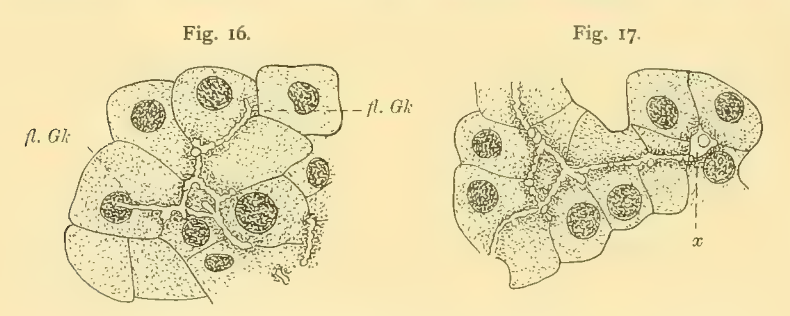


Fig. 16. Partie aus der Leber von *Ceratodus forsteri*. In der Mitte eine kleine cytozonale Masche, die wohl als paracytische (d. h. eine Zelle nicht am Aequator, sondern peripher umfassend) zu bezeichnen ist. Die Gallenkanälchen zeigen ringförmige Einschnürungen und einzelne beutelförmige Anhänge. *fl. Gk* über die Fläche einer Zelle verlaufende Seitenäste der Gallenkanälchen. Färbung nach Biondi. Vergr. der Orig.-Zeichn. 850-fach, der Abbildung 566-fach.

Fig. 17. Partie aus der Leber von *Ceratodus forsteri* mit einer paracytischen Gallenkanälchenmasche. Bei *x* eine beträchtliche Erweiterung des Gallenkanälchens und ein ringförmiger Querschnitt eines abgehenden Seitenästchens. Färbung und Vergr. wie vorige Figur.

Die Pigmentzellen in der *Ceratodus*-Leber sind grosse Schollen von sehr wechselnder Grösse und Gestalt, die aber stets einen abgerundeten Umriss zeigen. Im Allgemeinen enthalten sie keinen Kern, gehören also wohl zu jenen untergehenden Formen der Pigmentzellen, welche Oppel (1889) in der Leber von *Proteus anguineus* als kernlose Elemente gesehen hat. Neben den kernlosen Pigmentzellen sah ich aber nicht selten auch solche Zellformen, welche einen mässig grossen, central gelegenen Kern besassen, meist nicht den ganz grossen Pigmentzellen angehörten und noch eine deutliche Zellgrenze besassen. Die Grösse der Pigmentzellen ist sehr wechselnd, nur selten sind sie nicht grösser als die unpigmentirten Leukocyten, meist weit umfang-

reicher selbst als die Drüsenzellen, und nicht selten hatte ich den Eindruck, als ob diese ganz grossen Elemente durch Zusammenfluss mehrerer Einzelzellen entstanden wären. Fast überall, wo ausgebildete Pigmentzellen, die mit einer grossen Menge von gelbbraunen bis schwärzlichen Körnchen dicht erfüllt sind, vorkommen, sind auch die Trümmer dieser Zellen in kleinen, häufchenweise oder vereinzelt liegenden Pigmentkörnchen zu finden. Fuchsinophile oder orangephile Granula, wie sie BRAUS in den Pigmentzellen der *Proteus*-Leber gesehen, konnte ich nie beobachten. Die Wanderzellennatur dieser Elemente scheint mir ausser aller Frage; wo aber die Bildungsstätte des Pigmentes liegt, ob in den zahlreichen Lymphoidorganen der Eingeweide, welche wie das Lymphoidorgan der Spiralklappe, ja durch pechschwarze Farbe schon makroskopisch einen reichen Pigmentgehalt beweisen, oder ob nicht doch die Leber selber zur Pigmentbelastung dieser Wanderzellen beiträgt, kann ich nicht sagen. Histologisches Material des Darmes und anderer Eingeweide stand mir nicht zur Verfügung. Nur auf die auffallende Aehnlichkeit zwischen den gelblichen Granula in der Innenzone der Leberzellen und den helleren Pigmentkörnchen, welche sich namentlich in den kleineren Pigmentzellen finden, möchte ich, so unerklärlich mir vorerst ein Zusammenhang erscheint, kurz hinweisen. Die Entstehung und Bedeutung dieser Pigmentzellen, auf die ich schon in der Einleitung zu sprechen kam, ist noch ein ganz dunkler Punkt in der vergleichenden Histologie, und noch weit schwieriger ist ihre physiologische Aufgabe und Bedeutung zu erklären. Ich erinnere nur an die direct entgegengesetzten Angaben über den Entstehungsort, der nach LEONARD (1887) und PILLIET (1889) in der Leber, nach OPPEL (1889) und BRAUS (1896) in den Lymphgewebeansammlungen der Darmwand zu suchen sein soll. Neben den Pigmentschollen kann man in den Lymphscheiden der *Ceratodus*-Leber häufig Mastzellen von der Grösse der Drüsenzellen beobachten, welche stets einen runden oder leicht wurstförmigen chromatinreichen Kern zeigen und deren Zellleib durch grosse eosino- und orangephile Kugeln erfüllt ist.

Die einfacheren Formen der Leukocyten erinnern zum grössten Theil sehr an die Bilder der Lymphocyten, wie sie aus der menschlichen Histologie allbekannt sind, während plurinucleäre Elemente und solche mit gelappten Kernen in den Lymphscheiden nicht gerade häufig vorkommen. Dagegen prävaliren diese in den Blutgefässen gegenüber den lymphocytären Formen.

Die Blutkörperchen von *Ceratodus* hat BALDWIN SPENCER (1898) beschrieben und abgebildet. Was er von denselben sagt, kann ich nur theilweise bestätigen, denn ich habe niemals „weisse Blutkörperchen von ovaler Gestalt“, wie er sie in Fig. 4 auf Taf. IX abgebildet hat, zu sehen vermocht und möchte hier ausdrücklich betonen, dass ich bei Präparaten von gleicher Fixation und gleicher Färbung, wie er sie angiebt, niemals auch nur einen Augenblick im Zweifel war, dass es sich bei SPENCER's weissen und rothen Blutkörperchen unbedingt um dieselben Elemente handeln muss, die eben je nachdem, ob man sie von der Fläche oder von der Seite betrachtet, bei ihrer Scheibenform eine verschiedene Intensität der Färbung zeigen. Beide Bilder sind nichts anderes als rothe Blutzellen, während die weissen, wie ich bereits erwähnte, durch kleinere, rundliche, mono- oder plurinucleäre Gebilde repräsentirt werden.

B. Beitrag zur Kenntniss der Fischleber.

a) Die Leber von Acipenser ruthenus.

(Hierzu Taf. XXXV, Fig. 4—8.)

Die Leber des Sterlet erinnert in ihrem Bau in mancher Beziehung an die von *Ceratodus*, obgleich sie der rein netzig-tubulösen Fischleber weit näher steht als jene. Wohlgelungene GOLGI'sche Prä-

parate (Textfig. 18) von *Acipenser ruthenus* zeigen, dass die Gallenkanälchen ein Netzwerk grosser, weiter, vasozonaler Maschen bilden, von welchem zahlreiche längere oder kürzere Seitenkanälchen ausgehen. Nach cytozonalen Maschen muss man recht lange suchen, und werden sie durch Silberimprägnationsbilder sehr häufig nur vorgetäuscht. Bemerkenswerth erscheint mir die stark wechselnde Grösse der Maschen, zeigte sich doch der Durchmesser der vasozonalen schwankend zwischen 20 und 85 μ, während die cytozonalen, je nachdem es sich um paracytische, mono- oder polycytische Maschen (Textfig. 18, 20 und 21) handelt, auch ihrerseits sehr variiren. Die Seitenäste der meist ziemlich genau axialen Gallenkanälchen sind bei *Acipenser ruthenus* kürzer als bei *Ceratodus*, gewöhnlich begleiten sie die Leberzellen nur zu $^1/_3$ oder $^1/_2$ ihrer Seitenflächen. Sie zeigen gleiche Weite wie die centralen Gallenkanälchen, die ihrerseits wie bei *Ceratodus* einen geknickten Verlauf besitzen und nicht selten durch knopf- oder beutelförmige Anhänge oder trichterförmige Ausweitungen meist an Stellen, wo 2 Leberzellen an einander stossen, ausgezeichnet sind. Dagegen fehlen ihnen jene zahlreichen ringförmigen Einschnürungen, die bei *Ceratodus* und *Proteus* zu beobachten sind, ihre Wand ist vielmehr stets als eine glatte zu bezeichnen. Oefters sah ich in ihrem Innern, namentlich an Stellen localer Erweiterungen kleine corpusculäre Elemente von rundlicher oder ovaler Gestalt mit ein oder zwei dunklen Pünktchen in ihrer Mitte, über deren Natur ich keine Klarheit erlangen konnte (Taf. XXXV, Fig. 4 *c*). Doch vermuthe ich, dass sie kleinste Leukocyten oder wenigstens Rudimente von solchen darstellen. Da ich nirgends etwas beobachtete, was auf eine Durchwanderung durch die Tubuli hätte hinweisen können, so muss eine aufsteigende Einwanderung dieser Theile entschieden in den Bereich der Möglichkeit gezogen werden. Oder sollte es sich um Parasiten resp. die Eier von solchen handeln?

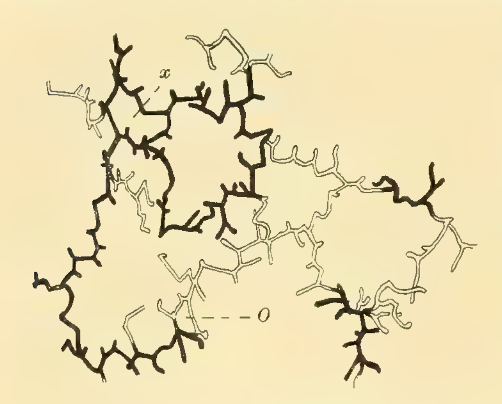


Fig. 18. Netz der Gallenkanälchen in der Leber von *Acipenser ruthenus*. Die oberflächlicheren Kanälchen nur contourirt, die tiefliegenden massiv gezeichnet. Bei *x* eine echte cytozonale Masche, während bei *O* eine solche nur vorgetäuscht wird. Silberimprägnation. Vergr. der Orig.-Zeichn. 580-fach, der Abbildung 386-fach.

Ganz prächtig gelang mir mit der Eisenhämatoxylinmethode die Färbung der Kittleisten. Oft, wenn die meist wenig deutlichen Zellgrenzen nicht zu sehen waren, gab die Zahl der Kittleistenquerschnitte Rechenschaft darüber, wie viele Zellen das Centrallumen begrenzen (Taf. XXXV, Fig. 4—8).

Die Leberschläuche sind im Allgemeinen von ungefähr gleicher Grösse und besitzen ebensowenig wie bei *Ceratodus* eine continuirliche Membrana propria. Radiärfasern waren, da sie viel feiner sind und sich nur selten deutlich färbten, oft schwer zu sehen, kommen aber zweifellos vor. Die Gallenkanälchen messen im Durchmesser 2—2,5 μ, sind also um ein Kleines enger als bei *Ceratodus*. Ebenso steht es mit den Drüsenzellen, deren Grösse nur $^1/_2$—$^2/_3$ der entsprechenden Elemente bei *Ceratodus* beträgt und deren stets runder, chromatinreicher Kern, von 5—6 μ im Durchmesser, fast immer streng basal gelagert ist. So zeigen sich häufig die Blutcapillaren von einem Ring dunkler Kerne umsäumt. Aber auch im Auftreten einer dichteren protoplasmatischen Innenzone, der Structur und Dichte des Protoplasmas und der Zellgranula ähneln sich die Leberzellen von *Acipenser* und *Ceratodus* in hohem Maasse. Grössere Vacuolen im Zellinnern der Leberzellen des Sterlets, wie sie auf Präparaten zu sehen waren, die mit Alkohol entwässert worden waren, entsprechen auf Osmiumpräparaten geschwärzten Kugeln von wechselnder Grösse, sind also intra vitam wohl durch reichliche Fetttröpfchen erfüllt gewesen. Im Kern der Leberzellen beobachtete ich constant 2—3 dunkle, ausserordentlich grosse Nucleoli. Nicht immer ist nur ein Kern, häufig sind 2, selten gar 3 Kerne

vorhanden. Zu Folge der kleineren Gestalt der Leberzellen fügen sich nur selten bloss 3 oder 4 Zellen, wie bei *Ceratodus*, zu einem Tubulus zusammen, viel häufiger sind Bilder, wo 5, ja 6 und mehr Zellen ein gemeinsames Lumen umschliessen (Taf. XXXV, Fig. 4a und 4b). Nur selten trifft man statt der regelmässigen Leberschläuche Partien des Parenchyms, wo der tubulöse Charakter sich aufgelöst hat, wo grössere Zellansammlungen und in diesen spärliche cytogonale Maschen zu beobachten sind. Im Allgemeinen



Fig. 19. Partie aus der Leber von *Acipenser ruthenus.* An den Leberzellen Aussen- und Innenzone deutlich zu unterscheiden, ebenso die basale Lage der Leberzellkerne. Die Gallenkanälchen zeigen dort, wo sie im Längsschnitt getroffen sind, vielfach winklige Knickungen. Färbung: Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. der Orig.-Zeichn. 510-fach, der Abbildung 340-fach.

Fig. 20 und 21. Zwei Partien aus der Leber von *Acipenser ruthenus* mit cytozonalen Maschen der Gallenkanälchen, welche in Fig. 21 monocytisch, in Fig. 22 polycytisch ist. In Fig. 21 sind die Kittleisten in die Gallenkanälchen eingezeichnet. Färbung: Eisenhämatoxylin-S-Fuchsin. Vergr. der Orig.-Zeichn. 850-fach, der Abbildung 566-fach.

prävalirt in ganz beträchtlichem Maasse jene Anordnung echter netzförmig anastomosirender Zellschläuche, die für die Reptilienleber zweifellos als typisch anzusehen ist und auch bei den Fischen die grösste Verbreitung besitzt. Oefters hatte ich den Eindruck, dass es sich bei den Zellhaufen im Parenchym sehr wohl um mehrschichtige Platten handeln könne, eine Vermuthung, die ich hier mit Vorbehalt aussprechen möchte und später durch Reconstructionen auf ihre Richtigkeit zu prüfen gedenke.

Besonders möchte ich auch darauf hinweisen, dass meine Untersuchungen der Sterletleber nicht ohne weiteres für alle Knorpelganoiden verallgemeinert werden dürfen, ja dass sie wahrscheinlich nur einem relativ pigmentarmen, temporären Stadium entsprechen. Verschiedene Angaben in der Literatur (Joh. Müller 1843, Leydig 1853) weisen auf einen grösseren Pigmentreichthum der Ganoidenleber hin, und ich selbst sah in der Junileber des Störs reichlichere Pigmentirung als in meinen Sterletpräparaten. Ueberhaupt ist ein Wechsel des Pigmentgehaltes, vermuthlich in Zusammenhang mit gewissen Geschlechtszuständen, genau wie bei den Amphibien, nicht nur für die Ganoiden, sondern ebenso für andere Ordnungen der Fische höchst wahrscheinlich, und alle Angaben über den Drüsenbau der Leber müssen, worauf ich ja bereits hinwies, stets mit Berücksichtigung des jeweiligen Pigmentgehaltes aufgenommen werden. Die pigmentarme Leber des *Acipenser ruthenus* repräsentirt also im Wesentlichen einen netzig-tubulösen Charakter, von dem sich nur geringgradige Abweichungen beobachten lassen.

Das Bindegewebe der Glisson'schen Kapsel und die verschiedenen Gefässsysteme zeigen die von *Ceratodus* bekannte Anordnung. Auch hier sind elastische Züge neben leimgebenden Fasern in den bindegewebigen Gefässscheiden, in der Umgebung der grösseren Gallengänge und im Reticulum der Lymphscheiden ausserordentlich verbreitet.

Die lymphoiden Ansammlungen in den Lücken der Gefässscheiden fand ich viel seltener als in meinem *Ceratodus*-Präparat, dafür waren aber die einzelnen Haufen von stärkerer Entwickelung als dort und drängten stellenweise das Parenchym von den Gefässen weit ab. Eine subcapsuläre lymphoide Aussenzone besteht nicht, nur an einzelnen Stellen nähern sich Leukocytenmassen mit Gefässen oder Gallengängen der Kapsel. Diese besteht aus einer mässig breiten Lage reichlicher leimgebender und elastischer Faserzüge, welche von einem einschichtigen cubischen Epithel überkleidet sind. An Darmstückchen, welche ich demselben Thiere entnommen hatte, zeigte das Peritoneum sogar hohe Cylinderzellen. Vielleicht dass diese eigenthümliche Zellform dazu da ist, um bei Volumensschwankungen durch Abplattung der Zellen leichter eine Anpassung an neue Verhältnisse zu erreichen.

Die Pigmentschollen, auch hier meist gruppenweise in den Lymphscheiden gelagert, sind im Allgemeinen nicht grösser als die Leberzellen. Da ich nie eine Zellwand und nie einen Kern in ihrem Innern zu sehen vermochte, so sind sie wohl als abgestorbene, mit Pigment beladene Wanderzellen, welche nun im Zerfall begriffen sind, anzusehen. Es sind denn auch Zerfallszustände, d. h. isolirt gelagerte Pigmentkörnchen häufiger als noch wohlgeformte Pigmentschollen. Im Pigment sind zweierlei Formen vertreten: kleinere, gelbliche und, weniger zahlreich, grössere, braunschwarze, kugelige Körnchen, unregelmässig zwischen die ersteren zerstreut. Ueber die Blutkörperchen des Sterlet hat Rawitz (1900) so ausführliche Beobachtungen veröffentlicht, dass ich auf diesen Punkt hier nicht einzugehen brauche.

Mit besonderem Interesse habe ich, nach den eigenartigen Befunden bei *Ceratodus,* das Röhrensystem der Sterletleber studirt.

Die grösseren Gallengänge zeigen einen ganz ähnlichen Aufbau wie in der *Ceratodus*-Leber, doch fehlt hier die Scheidung in Aussen- und Innenzone an den Epithelzellen und ebenso konnte ich Becherzellen nicht beobachten.

Sehr bald gehen diese grösseren Gallengänge in allmählich sich verjüngende kleinere Gänge über, deren Epithelzellen allmählich cubisch werden und schliesslich Pflasterzellentypus annehmen (Taf. XXXV, Fig. 6, 6a, 7). An solchen kleinsten Gallengängen, mit einer Wandung aus Pflasterzellen, konnte ich einige Male die Beobachtung der Mikrocentren dieser etwas langgestreckten Zellen machen. Wie Taf. XXXV, Fig. 7 zeigt, handelt es sich um kleine, von der Fläche aus gesehen, meist ziemlich in der Mitte der das Lumen begrenzenden Zellfläche und stets oberflächlich gelegene Pünktchen, welche bei genauestem Zusehen manchmal die Gestalt ganz kurzer Stäbchen zu haben schienen. Von der Seite bekam ich sie, trotz eifrigen Suchens, nie zu Gesicht, wohl deshalb, weil hier die Granulirung des Zellplasmas das Bild sehr complicirte. Diese Beobachtung reiht sich einer ähnlichen Zimmermann's (1898) an, welcher im Epithel der stärkeren interlobulären Gallengänge der Säugethiere in jeder Zelle je ein kleines Stäbchen mit der freien Oberfläche in Contact stehen sah. Eine Geissel ist mit diesen Microcenten nicht im Zusammenhang.

Von den Gallengängen gehen sowohl seitwärts als terminal Röhrensysteme aus, welche durch ein viel engeres Lumen, das oft trichterförmig in das Kanalsystem der kleineren Gallengänge übergeht, gekennzeichnet sind (Textfig. 22 *x*). Ich möchte auch hier wieder diesem engen Kanalsystem den Namen von Schaltstücken zuweisen, obgleich sie nicht in allen Punkten mit den entsprechenden Theilen der *Ceratodus*-Leber übereinstimmen. Gewöhnlich bilden sie auch beim Sterlet nach nur kurzem Verlauf durch mannigfache Verzweigung und ausgedehnte Anastomosenbildung ein Netzwerk, welches sich stets dort findet, wo die Gefässe mit ihren Lymphscheiden, die bald durch reichlichere oder geringere Leukocytenansammlungen ausgefüllt sind und demgemäss mehr oder weniger prominiren, an die echten Leberzellschläuche

stossen. Auf Querschnitten durch die Gefässe zeigen sich die Schaltstücknetze nur als eine schmale Zone von Querschnitten feinster Kanäle mit ziemlich dicker Zellwandung, dagegen kann man auf Schnitten, welche der Richtung der grösseren Blutgefässe oder Gallengänge parallel geführt, die Grenze der Lymphgefässscheiden gegen die Leberzellenschläuche treffen, eine ausgedehnte Anastomosenbildung dieses Kanalsystemes beobachten, welches ringsum von Lymphräumen umgeben und durchsetzt ist (Textfig. 22). Aus diesem Netz der Schaltstücke strahlen in radienartigem, aber, im Gegensatz zu den entsprechenden Bildern von *Ceratodus*, nur kurzem Verlauf einzelne Schaltstückkanälchen in das Parenchym der Leberbalken aus, um bald continuirlich durch allmähliche Erweiterung des Lumens und allmähliche Vergrösserung der Zellen den Zusammenhang mit den Lebertubulis und deren Gallenkanälchen zu gewinnen. Niemals stülpen sich aber wie bei *Ceratodus* solche Schaltstücke in die Lebertubuli selbst ein, centrotubuläre Schaltstücke und centrotubuläre Zellen werden beim Sterlet nicht gefunden.



Fig. 22. Partie aus der Leber von *Acipenser ruthenus*. Vielfach gewundene und anastomosirende Schaltstücke mit wechselnd weitem Lumen sind allseits von Lymphzellenansammlungen (*Ly*) umgeben. Bei *L* Leberzellschläuche mit ihren Gallenkanälchen. An der mit *x* bezeichneten Stelle öffnet sich ein Schaltstück in einen kleineren Gallengang. Färbung mit Eisenhämatoxylin-S-Fuchsin. Vergr. der Orig.-Zeichn. und der Abbildung 440-fach.

Die Berechtigung, das eben kurz in seinem Verlauf skizzirte Röhrensystem mit dem Namen von Schaltstücken zu belegen, leite ich aus seinem morphologischen Verhalten, ebenso wie aus der topographischen Analogie mit den Schaltstücken der *Ceratodus*-Leber her, verhehle mir aber nicht, dass beim Sterlet die Differenzirung dieser Zellschläuche gegenüber den anderen Leberpartien sowohl im aufsteigenden wie im absteigenden Sinne keineswegs so leicht ist wie bei der Dipnoerleber.

Ich habe auf Taf. XXXV, Fig. 5 und 5a ein solches Schaltstück im Längsschnitt- wie im Querschnittsbild abgebildet, welches sich also als ein Zellschlauch mit einem recht engen Lumen, das an Verästelungsstellen bisweilen recht beträchtliche Erweiterungen zeigt (cf. auch Textfig. 22), darstellt. Die Weite des centralen Lumens beträgt an derart typischen Stellen nur etwa 0,75–1 μ, dagegen sind weitere Kanälchen absolut nichts Seltenes. Das rührt daher, dass eine scharfe Grenze gegenüber den kleinen Gallengängen mit Pflasterepithel und einem noch relativ weitem Lumen (Taf. XXXV, Fig. 6 und 6a) nicht gezogen werden kann, so dass man oft im Zweifel ist, ob diese oder jene Partie als Schaltstück oder als feinster Gallengang zu bezeichnen ist. Ebenso allmählich ist der Uebergang der einzelnen Zellelemente. Erst an typischen Schaltstücken zeigen die Zellen ein wohlcharakterisirtes Aussehen. Es sind langgestreckte Pflasterzellen, deren Zellgrenzen stets gut erkenntlich sind, welche ein Protoplasma von eigenthümlich homogenem Aussehen (cf. bei *Ceratodus*) zeigen, welches sich mit allen Plasmafarben sehr intensiv färbt und nur bei stärksten Vergrösserungen eine feine Granulirung erkennen lässt. Secretkörnchen konnte ich in diesen Zellen nie beobachten. Die Zellkerne zeigen wie in den Epithelien der kleineren Gallengänge eine längsovale, selbst rundliche Gestalt und eine Grösse, die hinter der der secernirenden Leberzellen nur wenig zurücksteht. Sehr deutlich konnte ich auch an diesen Schaltstücken das Schlussleistennetz nachweisen.

Noch muss ich auf ein Detail eingehen, welches mir nicht ohne Interesse scheint. Beim aufmerksamen Durchsuchen der ausstrahlenden Schaltstücke finden sich, oft in den trichterförmigen Erweiterungen der Verästelungsstellen (nur selten in dem bauchig erweiterten Centrallumen), eigenartige Elemente, die mich absolut an jene corpusculären Bestandtheile der Leberzellschläuche erinnerten (cf. Taf. XXXV, Fig. 4 *c* und 5 *c*). Je enger die Schläuche und ihr Lumen, desto kleiner auch diese Elemente. Dort aber, wo die Schaltstücke ihr vielgeflochtenes Netz bilden, wo ihr Lumen bereits etwas weiter geworden ist, so dass es meist schon gegen 2 μ beträgt, dort finden sich in den Schaltstückkanälchen noch viel zahlreichere Zellelemente, welche sich als kleinste Leukocyten wohl charakterisiren. Nicht selten kann man auch Beobachtungen darüber anstellen, wie diese fremden Elemente in das Kanalsystem der Leber hineingelangen. Dort, wo die Schaltstücke so ausserordentlich reichlich von Lymphzellenhaufen umschlossen sind, also in dem Schaltstücknetz und den kleinsten Gallengängen, erfolgt eine Durchwanderung von Lymphzellen zwischen den Pflasterzellen hindurch, und in den Gallengängen findet man sie dann überall unschwer wieder (Taf. XXXV, Fig. 6 und 8). Was dieser Vorgang physiologisch zu bedeuten hat, ob diese Lymphzellen in den Darmkanal gelangen und dort noch irgend eine Aufgabe erfüllen, oder ob sie im Gallengangsystem eine Auflösung erfahren, bleibt vorerst völlig unklar. Und ebensowenig ist es möglich, zu entscheiden, ob die erwähnten corpusculären Elemente der Leberzellschläuche und der feinsten Schaltstücke mit den durchwandernden Leukocyten zu identificiren sind, wie sie in jene Kanalsysteme gelangten und welche Bedeutung ihnen zukommt.

Schliesslich mache ich noch darauf aufmerksam, dass dem absteigenden Leberlappen des Sterlets an der Hinterfläche das Pankreas (vielleicht auch nur ein Theil desselben) innig angelagert sich findet.

b) Die Leber von Anguilla vulgaris und Barbus vulgaris.

Ueber die Sommerleber von *Anguilla* und *Barbus*, welche nach meinen Präparaten einen rein netzig-tubulösen Charakter (ohne Bildung von cytozonalen Maschen) besitzt, möchte ich hier nur einige kurze Angaben mittheilen, welche sich insbesondere auf das Röhrensystem, das sich an die Lebertubuli anschliesst, beziehen.

Die Grösse der Leberzellen ist bei den beiden Telostiern noch stärker reducirt als beim Sterlet, und ebenso hat die Weite der Gallenkanälchen sich verringert. Bei beiden Thieren kommen grössere Seitenkanälchen, wie sie bei *Anguilla* schon Retzius (1892) sah, Braus (1896) hingegen bestritten hat, ganz regelmässig vor. Die topographische Lage der Blutgefässe stimmt vollkommen mit den bekannten Verhältnissen der Ganoiden- und Dipnoerleber überein; was aber als wesentlicher Unterschied den letzteren gegenüber zu betonen ist, das sind zwei Momente. Einmal findet sich um die Blutgefässe und Gallengänge herum nur ein recht spärliches, theilweise elastisches Bindegewebe, welches in Gestalt von Radiärfasern sich auch zwischen Tubuli und Gefässcapillarwände einschiebt, und zweitens waren in meinen Präparaten nirgends Pigmentzellen oder Ansammlungen von Lymphelementen festzustellen. Ganz vereinzelte Lymphzellen im Bindegewebe der Gefässscheiden, wie sie auch bei den Säugethieren normaler Weise zu finden sind, waren die einzigen Anhaltspunkte für das Vorkommen von Lymphgewebe in der Sommerleber der beiden untersuchten Knochenfische. Ihre an Lymphelementen arme, pigmentzellenfreie Leber besteht also nur aus dem Drüsenparenchym, dem Stützgewebe und den Gefässen, zeigt also zweifellos ein primitives Verhalten. Ob dieser Zustand aber ein constanter genannt werden darf, ist mir noch recht fraglich. Man begegnet in der Literatur mehrfachen Angaben über pigmenthaltige Lebern bei Knochenfischen, und auch gerade beim Aal konnten Shore und Jones (1889) Pigmentinseln beschreiben, so dass es, meines Erachtens, sehr wohl in den

Bereich der Möglichkeit zu ziehen ist, dass der primitive Charakter der Aal- und Barbenleber nur einem zeitlichen Zustand entspricht, welcher zu anderen Lebensperioden einem Umwandlungsprocess unterliegt. Diese Frage zu entscheiden, wird nur dann gelingen, wenn unter Berücksichtigung der, bei den Knochenfischen ja keineswegs immer einfachen, biologischen Verhältnisse die Leber der verschiedensten Alters- und Geschlechtsperioden einer eingehenden Untersuchung unterworfen würde, — eine Aufgabe, die recht schwierig und zeitraubend werden dürfte.

Auf Golgi-Präparaten der Aalleber gelang mir die Imprägnation jener zwischen die Gallengänge und die Gallenkanälchen eingeschalteten eigenartigen feinsten Kanälchen, welche vollkommen den von *Ceratodus* und *Acipenser ruthenus* beschriebenen Schaltstückkanälchen homolog zu erachten sind, in dieser und jener Beziehung jedoch eine eigenartige Ausbildung zeigen. Ich war, nachdem bei den Sterletpräparaten sich diese Partien mit Silber nicht geschwärzt hatten, einigermaassen überrascht, beim Aal mit der Chrom-

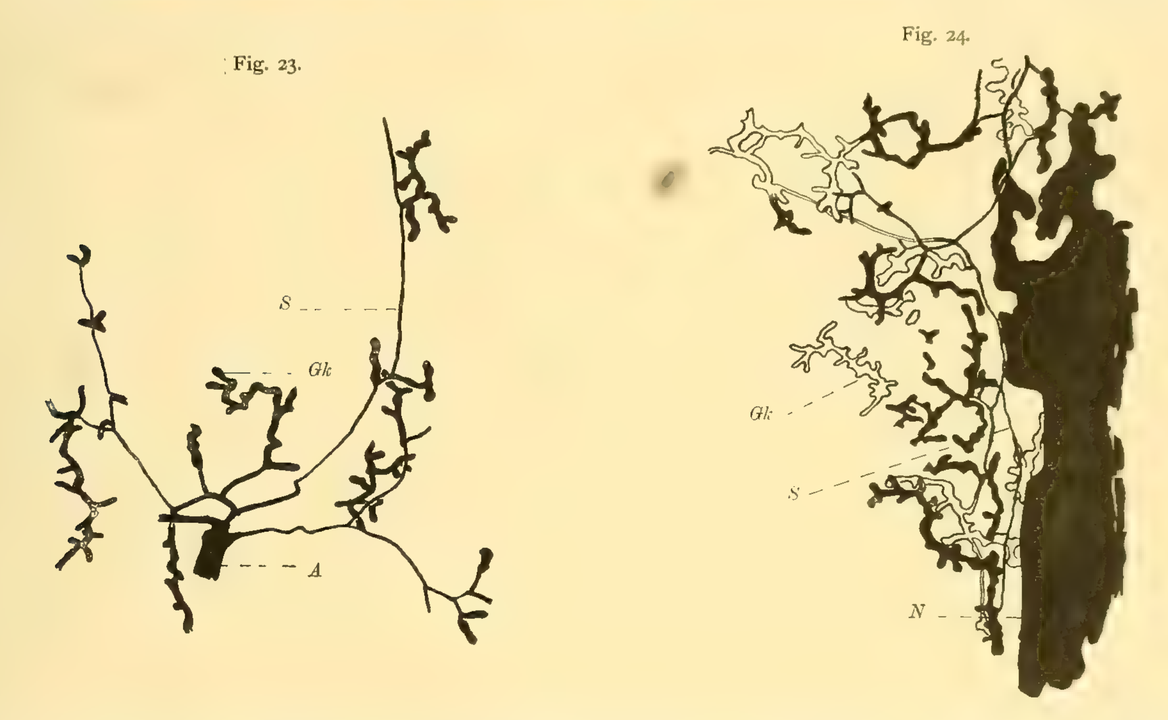


Fig. 23. Leber von *Anguilla vulgaris*. Durch Silberimprägnation dargestellte Partie des Röhrensystems. *A* Ausführungsgang, *S* Schaltstück, *Gk* Gallenkanälchen mit ihren Seitenästen von kürzerem oder längerem Verlauf. Es sind nur alle die imprägnirten Röhrchen gezeichnet, welche mit dem Gallengang *A* einen directen Zusammenhang nachweisen liessen. Vergr. 420-fach.

Fig. 24. Partie des Röhrensystems der Leber von *Anguilla vulgaris*. Die tiefer liegenden Kanälchen voll, die höherliegenden nur contourirt gezeichnet. Bei *N* grosser Silberniederschlag, die anderen Bezeichnungen wie in voriger Figur. Silberimprägnation. Vergr. 420-fach.

formol-Silbermethode so prägnante Bilder zu erhalten, wie ich sie auf Textfig. 23 und 24 wiedergegeben habe. Sie bieten in verschiedener Hinsicht Interesse. So scheint anfangs aus ihnen als zweifellos hervorzugehen, dass die Schaltstückkanälchen eine Weite von ca. 1 μ besitzen und zwischen die beträchtlich weiteren Gallengänge und die Gallenkanälchen von etwa 2—3 μ Durchmesser eingeschaltet sind. Aber diese Maasse, welche nach den Imprägnationsbildern genommen wurden, reduciren sich ganz erheblich, sobald man die entsprechenden Partien an Eisenhämatoxylinpräparaten aufsucht. Dann stellt es sich bald heraus, dass die Weite der Gallenkanälchen thatsächlich nur etwa 1—1,2 μ beträgt, und das feine Lumen der Schaltstücke zu erkennen,

war mir mehr als einmal ein Ding der Unmöglichkeit. Diese Beobachtung scheint mir ein neuer schlagender Beweis dafür zu sein, wie ausserordentlich vorsichtig man GOLGI-Bilder verwerthen muss, um nicht zu falschen Schlüssen Anlass zu geben, und andererseits wird aus ihr absolut klar, dass bei der Silberimprägnation sich eben nicht nur der Hohlraum schwärzt, sondern, wie es ja auch BRAUS ausdrücklich betonte und durch schematische Abbildungen erläuterte, stets auch eine mehr oder weniger breite Zone der an das Kanälchen anstossenden Zellpartien. Nach den Textfigg. 23 und 24 ist den Schaltstücken bei Aal und Barbe ein ausserordentlich gestreckter Verlauf eigen, und Maschenbildungen, wie sie bei *Ceratodus* und *Acipenser* sich fanden, scheinen hier zu fehlen. Doch möchte ich mich gerade über den letzteren Punkt etwas reservirt aussprechen, kann doch in anderen Leberpartien das Verhältnis vielleicht etwas anders liegen, — vielleicht aber ist die Imprägnation mit Silber, so sehr es auch den Anschein macht, doch keine vollständige. Der geradlinige Verlauf der Schaltstücke, gegenüber den vielfach geknickten Gallenkanälchen, dort das vollständig astfreie feine Centralkanälchen, hier die reiche Entfaltung von kleineren und grösseren Seitenästchen, — diese charakteristischen Merkmale fallen auch auf Schnitten auf, wo keine Versilberung, sondern eine Kern- und Plasmafärbung vorgenommen worden ist. Gegenüber den bekannten Verhältnissen bei der Ganoiden- und Dipnoerleber muss man hier recht lange nach einzelnen Schaltstücken suchen und findet sie nie in grösserer Anzahl beisammen oder zu ausgebreiteteren Netzen verzweigt. Nur selten sieht man in gestrecktem Verlauf einen schmalen Zellschlauch mit einem feinen centralen Kanälchen durch das Leberparenchym ziehen, es ist ein Schaltstück, das von dem ungeübten Auge anfangs leicht mit einem ganz kleinen Blutgefäss verwechselt werden könnte. Die Form der Zellen, aus welchen ein solcher Schlauch sich zusammensetzt, ist beim Aal mehr die von platten Pflasterepithelelementen, entspricht also im grossen Ganzen den entsprechenden Zellpartien beim Sterlet, während bei der Barbe eine Zellform sich findet, die ich als Spindelgestalt bezeichnen muss und die an die analogen Elemente der *Ceratodus*-Leber erinnert. Auf Querschnittsbildern, die am äusseren Rand der schmalen Gefässscheiden ebenfalls recht spärlich zu treffen sind, sieht man mehrere, oft selbst 5—7 ganz schmale Zellen um ein feinstes Kanälchen gruppirt und auf ihrer Aussenfläche von einer Membrana propria umzogen. Den Leberschläuchen fehlt auch hier wieder eine ausgesprochene Basalmembran. Im Uebrigen erinnerte mich das Bild der Aal- und Barbenleber in fast allen Punkten an EBERTH's (1867) Beschreibung: „Die Leber der Fische zeichnet sich bekanntlich aus durch die Unregelmässigkeit in der Vertheilung der capillaren Blutgefässe. Enge, leicht polygonale und rundliche Maschen wechseln mit länglichen, gleichbreiten und weiteren Maschen. Die nur aus axialen Kanälen bestehenden, entsprechend den einzelnen Leberzellen geknickten, äusserst feinen Gallenwege correspondiren mit diesen Blutgefässen, so dass also immer in der Axe eines Leberzellenbalkens, der auf beiden Seiten begrenzt wird von den Blutgefässen, eine Gallencapillare verläuft. Die vielen Knickungen, welche ein solcher Gang erfährt, machen es an dünnen Schnitten schwer, den Verlauf desselben auf eine grössere Strecke zu verfolgen."

Noch muss ich erwähnen, dass ich in einzelnen Schnitten der *Barbus*-Leber eigenartige Zellhäufchen traf, welche so ausserordentlich an die HASSAL'schen Körperchen der Säugethierthymus erinnern, dass eine genauere Beschreibung sie kaum näher zu charakterisiren vermag. Es sind concentrisch in mehreren Lagen geschichtete platte, kernhaltige Zellen, welche um eine mehr homogene, structurlose Masse herum sich finden. Was sie bedeuten, wie sie entstehen, — das vermag ich nicht zu sagen, muss aber gestehen, dass ich, zumal ich in derselben Leber an einer Stelle einen den Nematoden angehörigen Parasiten in einem Blutgefäss eingeschlossen gefunden hatte, an eine pathologische, wahrscheinlich durch Parasiten veranlasste Erscheinung denke.

III. Vergleichender und zusammenfassender Theil.

A. Zur vergleichenden Histologie der Fisch- und Dipnoerleber.

Ich hatte in der Einleitung Gelegenheit, an Hand der Literatur die Fischleber als netzig-tubulöse Drüse zu beschreiben und anzuführen, dass dieser selbe Charakter als Grundtypus auch der Amphibienleber zukomme, in einzelnen Partien und zu verschiedenen Zeiten aber beträchtliche Modificationen erleide, welche als erste Andeutung der bei den Säugern ausgesprochenen Umbildung zur conglobirten Drüse anzusehen seien. Indem ich BRAUS' Anschauungen gefolgt war, sah ich das ursächliche Moment dieser Umwandlungen in der reichlichen Ansammlung von Lymph- und Pigmentzellen in erweiterten Lymphräumen der Gefässscheiden und sprach die Ueberzeugung aus, dass, wenn diese Ansicht richtig sei, wohl überall, wo Lymph- und Pigmentzelleninseln in der Leber sich fänden, auch Modificationen des tubulösen Charakters zu erwarten seien.

Diese Vermuthung hat sich, soweit ich aus meinen Untersuchungen Schlüsse ziehen kann, vollkommen bestätigt, und demgemäss wird unsere Charakterisirung der Fischleber etwas anders, als nach der gewöhnlichen Auffassung, lauten:

Die Fischleber zeigt in ihrem Drüsenbau einen netzig-schlauchförmigen Grundtypus, welcher da vollkommen rein auftritt, wo sich keine ausgedehnteren Zellansammlungen in den Lymphscheiden der Leber finden. Dort jedoch, wo es zu reichlicherer Ausbildung des Lymphgewebes gekommen ist, wird dieser Grundtypus, wenigstens in einzelnen Partien des Parenchyms, derart modificirt, dass Zellhaufen an Stelle der Leberzellschläuche treten und die Gallenkanälchen öftere cytozonale Maschenbildungen zeigen.

Es ist im Ferneren sehr wohl möglich, wenn nicht sogar wahrscheinlich, jedoch nur durch genauere histologische und biologische Forschungen sicher festzustellen, dass das Auftreten von reichlicherem Lymphgewebe in der Fischleber häufiger vorkommt, als bisher angenommen worden ist, und dass demgemäss Abweichungen vom reinen Netz-Schlauchtypus weniger selten sind, als es vorerst den Anschein hat. Wahrscheinlich wird auch hier eine gewisse Beziehung zu den allgemeinen Umwälzungen, die der ganze Körper zu Zeiten der Geschlechtsperioden erleidet, beobachtet werden können.

Die Gallenkanälchen der Ganoiden- und Teleostierleber liegen, soweit die Befunde an *Acipenser*, *Anguilla* und *Barbus* eine Verallgemeinerung zulassen, die ich denn auch mit aller Reserve ausspreche, stets axial, sind ziemlich fein und besitzen zahlreiche intercelluläre Seitenkanälchen. Die Leberzellen sind bei den Teleostiern kleiner als bei den Ganoiden, bei welch letzteren sie gegen die Gallenkanälchen hin eine stärker granulirte Innenzone besitzen.

Zeigt somit die Ganoidenleber schon beträchtliche Differenzen gegenüber dem ursprünglichen Fischtypus, so leitet in noch viel ausgesprochenerem Maasse die Dipnoerleber zum Amphibientypus über. Hier begegnen wir in allen Punkten Verhältnissen, die uns von den Amphibien her bekannt sind. Die grossen Leberzellen mit ihrer feinkörnigen Innenzone, die weiten Gallenkanälchen mit öfteren localen Erweiterungen, beutelförmigen Anhängen und circulären Einschnürungen und die, wenn auch nicht gerade besonders häufigen, cytozonalen Maschen sprechen für diese nahe Verwandtschaft der Dipnoer- und Am-

phibienleber. Hier ist auch das Pigment in grösseren Schollen angehäuft und reichlicher vorhanden als beim Sterlet. Ich vermeide es, die Aehnlichkeit der Dipnoer- und Amphibienleber — was ja bei zahlreicherem und genauer bestimmtem Material voraussichtlich leicht wäre — durch weitere Ausführungen zu belegen, fehlt mir doch jede Nachricht über Geschlechts- und Ernährungszustand sowie über das Alter des Thieres, dem mein Material entstammte, und damit ein genaues Vergleichsobject für den Vergleich mit der Amphibienleber von in analogen Verhältnissen befindlichen Thieren.

Das aber dürfte feststehen, dass in Bezug auf den drüsigen Aufbau des Parenchyms und auf die Leberzellen selbst die *Ceratodus*-Leber der Amphibienleber näher steht als die Fischleber. R. Semon (1901) hat in einer Zusammenstellung über das Verwandtschaftsverhältniss der Dipnoer und Amphibien die auffallende Uebereinstimmung der Gewebselemente nach Grösse und Beschaffenheit hervorgehoben — meine Untersuchungen können als ein weiterer Beweis für diese Auffassung gelten. Weitergehende phylogenetische Schlüsse, wie sie sich z. B. aus der Combination von Spiraldarm und Amphibienleber ergeben, möchte ich an diese grosse Aehnlichkeit im Leberbau jedoch nicht knüpfen. Dazu scheint mir ein so leicht veränderliches Organ wie die Leber, die in ihrem Bau selbst bei erwachsenen Thieren (cf. Braus 1896 über die Amphibienleber) noch bedeutende structurelle Schwankungen in periodischer Reihenfolge zeigen kann, nicht sonderlich geeignet. Es wäre ferner unbedingt nöthig, die Leber zu verschiedenen Jahreszeiten, bei verschiedenen Ernährungs- und Geschlechtszuständen zu beobachten, und nicht zum wenigsten müsste die Fischleber noch umfassenderen Studien unterworfen werden. In kurzen Worten lässt sich die *Ceratodus*-Leber (über die Schaltstücke und ähnliche Verhältnisse vergleiche man den folgenden Abschnitt) folgendermaassen beschreiben:

Die *Ceratodus*-Leber zeigt einen netzig-tubulösen Grundcharakter, der aber vielfach alterirt ist durch das Aneinanderlegen von einzelnen Zellschläuchen. So entstehen Zellhaufen, die anfangs durch Radiärfasern getrennt bleiben, später aber offenbar zusammenschmelzen. Die Leberzellen sind von beträchtlicher Grösse und besitzen eine ausgesprochene Innenzone. Die Gallenkanälchen liegen im Allgemeinen centrotubulär, bilden wahrscheinlich ein weitmaschiges vasozonales Netzwerk und sicher (dort wo sich Zellhaufen statt der Leberzellschläuche finden) cytozonale Maschen. Ihr Lumen ist relativ weit und zeigt zahlreiche ringförmige Einschnürungen, sowie öfters beutelförmige Anhänge.

In den Lymphscheiden sind zahlreiche Ansammlungen einfacher Lymphelemente und grosse Pigmentzellen zu constatiren, welche, inselweise angeordnet, stets in Beziehung zu den Gefässwänden stehen.

Ueber die physiologische Bedeutung der Lymph- und Pigmentzellen, die sich bei niederen Wirbelthieren ja im ganzen Intestinaltractus zu bestimmten Perioden in gewaltigen Massen finden, sind wir völlig im Unklaren. Sehr wahrscheinlich werden sie auch auf die Function der Leber, vielleicht auch auf die Verdauung einen Einfluss haben. Sicher ist aber die Anschauung, welche Ayers (1885) aussprach, dass die Leukocyten des Intestinaltractus der Dipnoer eine mechanische Verdauung (wohl so eine Art Phagocytose!) ausüben sollten, als unrichtig abzuweisen. Wenn er in seinen alten Spirituspräparaten keine wirksamen Verdauungsfermente chemisch nachweisen konnte, so beweist das noch lange nicht, dass auch intra vitam solche gefehlt haben, und mit dieser Voraussetzung müssen auch seine obigen Schlüsse von der mechanischen Verdauung durch die Lymphzellen fallen. Sie widersprechen so sehr all unseren Anschauungen von der Verdauung, welche ja selbst bei viel niedereren Thieren schon durch dieselben Fermente

wie bei den höchsten Säugethieren und dem Menschen vor sich geht, dass ich kaum auf die Thatsache, dass noch niemals die oft behauptete active Wirksamkeit der Leukocyten bei der Verdauung bewiesen wurde, wohl aber mannigfacher Gegenbeweis vorliegt, hinzuweisen brauche. So bleibt die Rolle, welche diese massenhaften Pigmentzellen und farblosen Wanderzellen im Intestinaltractus spielen, zunächst noch eine dunkle. Auch die Bedeutung der Leukocytendurchwanderung durch die Gallenwege der Sterletleber ist mir zur Zeit unerklärlich.

B. Die intrahepatischen Gallenwege der Fische und Dipnoer.

Die Nomenklatur über die verschiedenen Theile des Röhrensystems, in welches die Galle secernirt und worin dieselbe weiter transportirt wird, ist bedauerlicherweise eine sehr wenig einheitliche und klare. Seit längerer Zeit sind mancherlei Anstrengungen gemacht worden, namentlich die vielgebrauchte Bezeichnung der „Gallencapillaren" für die Kanälchen, in welche die Galle direct von den Wandzellen secernirt wird, zu eliminiren und durch einen besseren Ausdruck zu ersetzen. Viel Anklang haben diese Bestrebungen bisher nicht gefunden. Theilweise scheinen mir hieran auch die wenig glücklichen Vorschläge, wie „Bildungsgänge der Galle" (Hering 1866) oder „Leberendgänge" (Oppel 1900) schuld zu sein. Wohl beachtenswerth scheint Rawitz's (1894) Vorschlag, diese Kanälchen einfach als „Drüsenlumen" zu benennen. — Eine fast grössere Unklarheit besteht aber über die nächstfolgenden Partien der Gallenwege, insbesondere die Uebergangskanäle. Einzig bei den Säugethieren, deren Leber allein einen echten lobulären Bau besitzt, passt für sie die vielgebrauchte Bezeichnung als „interlobuläre Gallengänge" und ich halte es für direct unrichtig, diese Benennung auch auf die betreffenden Gallenwege niederer Wirbelthiere, deren Bau niemals ein lobulärer ist, zu übertragen. Um diesen Fehler zu vermeiden, hat offenbar Renaut (1899) die erwähnten Partien „passages de Hering" genannt und sie den „Remak'schen Cylindern" oder den Leberschläuchen einerseits, den Gallengängen andererseits gegenübergestellt.

Ich habe in vorliegender Studie überall eine neue Benennungsweise durchgeführt, welche ich in Anlehnung an die bezeichnendsten und dabei aber auch gangbaren Namen zusammenstellte. Ich bezeichne die Gesammtsumme aller Kanälchen in der Leber, die mit der Galle in irgend einer Beziehung stehen, als intrahepatische Gallenwege (kurz Gallenwege). Dieselben setzen sich aus verschiedenartigen Röhren und dementsprechend auch verschiedenartigen Zellschläuchen zusammen. Die grössten Kanäle dienen der Gallenabfuhr, sie besitzen cylindrische oder cubische Epithelzellenumkleidung und entsprechen den Ausführungsgängen anderer Drüsen. Demgemäss werden sie Ausführ- oder Gallengänge genannt, sowie ihr Hohlraum als Gallenganglumen bezeichnet. Die Uebergangskanäle, welche sowohl gegenüber den Gallengängen wie den Leberschläuchen sich absetzen, nenne ich überall dort, wo sie sich nicht speciell differenzirt und somit zu Schaltstücken geworden sind, intermediäre Gallengänge oder kurz Intermediärgänge, und schliesslich bezeichne ich die Bildungskanälchen der Galle, indem ich Braus' (1903) Vorschlag: „Secretkanälchen", um Verwechslungen vorzubeugen, specieller fasse, als Gallenkanälchen.

Das System der Gallenwege hat, so sehr wie die secernirenden Leberzellen selbst, der Forschung allzeit interessante Probleme geboten, und jede neue Methode hat neue Erkenntnis gebracht. Entwickelungsgeschichtlich gehören Gallengänge und Drüsenschläuche zusammen und stellen nur verschiedene Differenzirungen ein und desselben Gewebes dar. Was Hering (1866) sagte: „Die Leberzellen sind sonach die

eigentlichen Epithelien der capillaren Gallenwege, und das Lumen dieser entspricht dem Lumen der grösseren Gänge" ist heute fast allgemeine Ansicht, und die öfteren Versuche, diese Auffassung umzustossen, sind stets gescheitert, da auch nicht ein einziges Moment aufgeführt werden konnte, das histologisch oder entwickelungsgeschichtlich eine eigene Wand der Gallenkanälchen hätte einigermaassen wahrscheinlich machen können. Die „Wand" ist vielmehr stets, auch bei jungen Thieren, ein einfaches Ausscheidungsproduct, mag man es nun als Cuticula oder anders bezeichnen. Als ein schwerwiegender Beweis für diese Ansicht müssen insbesondere ZIMMERMANN's (1898) Befunde von Kittleisten in der Wand der Gallenkanälchen angesehen werden.

Neben diesen capillaren Gallenkanälchen und den sie umgebenden Leberzellschläuchen sind besonders die Ausführgänge vielfach untersucht und von den verschiedensten Wirbelthieren beschrieben worden. Ihr Bau ist überall derselbe. Ein hohes Cylinderepithel, das in der Jugend zuweilen, beim erwachsenen Thier nur selten Cilien trägt und manchmal durch Becherzellen unterbrochen ist, wird von einer Faserhaut von wechselnder Dicke umschlossen. Diese Bindegewebskapsel enthält stets elastische Elemente, und zwar oft in grossen Massen, während den Gallengängen, welche ausserhalb des Leberparenchyms frei verlaufen, noch eine mehr oder weniger entwickelte glatte Musculatur zukommt.

Bei den feineren Gallengängen ist das bindegewebige Stratum proprium der Faserhaut durch eine mehr oder weniger starke Basalmembran ersetzt. In der ganzen Wirbelthierreihe führen die Gallengänge vielfach zu Anastomosirungen und Netzbildungen, und zwar haben wir, wie schon HERING (1871) betonte: die Hauptverästelung, welche stets der Pfortader folgt und in der GLISSON'schen Kapsel liegt, wohl von den Nebenverzweigungen zu unterscheiden, die in der Fossa transversa beginnen, „wie sie schon E. H. WEBER vor Jahren entdeckte" (OPPEL 1900).

Wie aber wird der Uebergang der Galle aus den Gallenkanälchen in die Ausführgänge bewerkstelligt? Dieser Aufgabe dienen besondere Kanäle, die Intermediärgänge.

Noch im Jahre 1854 musste KÖLLIKER den Zusammenhang der Gallengänge mit den Leberzellschläuchen als unklar bezeichnen, und erst HERING gelang es, diesen Zusammenhang 1866 zu entdecken. „Der Uebergang der Gallencapillaren in die Ausführungsgänge findet in der Art statt, dass an Stelle der grossen Leberzellen die kleinen Zellen des Pflasterepithels treten, bald mit, bald ohne deutliche Uebergangsstufen, während die Lichtung des Gallenweges sich dabei nur sehr wenig und allmählich erweitert." Aber die letzten Leberzellen vor diesem Uebergang sind (bei den Reptilien wenigstens) schon etwas verkleinert, so „ist man oft zweifelhaft, ob man auch die an der Uebergangsstelle gelegene Zelle noch als Leberzelle oder schon als Epithelzelle des abführenden Gallenweges bezeichnen soll". Auch darauf hat HERING bereits in seiner ersten Publication über die Wirbelthierleber hingewiesen, dass die Intermediärgänge stets in der Begleitung der Pfortaderäste mit einander anastomosiren und so weitmaschige Netze in der Peripherie der Gefässscheiden bilden. EBERTH machte darauf aufmerksam, dass der Uebergang zwischen Leberzellschläuchen und Intermediärgängen bei den Amphibien und Reptilien besonders schön zu beobachten sei, weil hier nicht nur das grössere Kaliber der „interstitiellen Gänge", sondern auch der kürzere Verlauf derselben und der raschere Uebergang in die Leberzellbalken bei der beträchtlichen Grösse der auskleidenden Epithelien die Untersuchung erleichtere. „Beim Frosch und dem Salamander bestehen die Uebergangsgefässe aus einer äusserst zarten, bindegewebigen Hülle, die kaum mehr als eine besondere Wandung wird aufgefasst werden können, und einer einfachen Schicht kleiner Plattenzellen, die meist rasch gegen das Parenchym sich vergrössern und in Leberzellen übergehen. Der helle, wenig körnige Inhalt dieser Epithelien kennzeichnet sie auf kleine Strecken leicht von den feinkörnigen Parenchymzellen, deren Kerne ebenso durch ihre mehr runde

Gestalt von der mehr ovalen der Gänge leicht zu unterscheiden sind.“ An den Interlobulärgängen der Säugethiere finden sich den reichen Anastomosenbildungen, welche wir ja an den Gallenkanälchen so häufig finden — worauf EBERTH besonders aufmerksam macht —, analoge zwischenzellige Spältchen ausgebildet. 1871 ergänzte HERING seine Beobachtungen durch weitere Mittheilungen. „Die kleinsten Gallengänge“ der Säugethiere „erkennt man nur noch an ihrem scheinbar frei ins lobuläre Bindegewebe eingelagerten Epithel, welches aus polyedrischen oft nach der Axe des Ganges etwas gestreckten Zellen besteht“. Die Kernform richtet sich nach der cubischen oder platten Gestalt der Zellen. ASP (1873) schildert die Zellform sogar als eine spindelige und beschreibt Intercellularbrücken zwischen den einzelnen Elementen. Die Angaben HERING's und EBERTH's sind heute allgemein anerkannt und haben in den verschiedenen Lehrbüchern der Histologie (KÖLLIKER, STÖHR, BÖHM und DAVIDOFF) Aufnahme gefunden. Von neueren Publicationen sind es nur noch wenige, welche neue Gesichtspunkte brachten. Unter ihnen sind zwei Gruppen zu unterscheiden, solche, welche sich auf die Gallenübergangskanäle der Fische, und solche, die sich auf die höherer Wirbelthiere beziehen.

Ueber die ersteren berichtet PILLIET (1889) der zwei Teleostier (*Syngnathus acus* und *Callionymus lyra*) untersuchte und folgende anschauliche Schilderung seiner Beobachtungen giebt: „Mais les veines portes, qui ne sont pas toutes accompagnées de canaux biliaires, ont une disposition qui frappe immédiatement l'œil.

Chacune paraît entourée de gros cordons cellulaires fortement colorés par tous les réactifs. Ces cordons engaînent aussi, quand il se trouve à coté de la veine, le canal biliaire, reconnaissable à son épaisse paroi, à son épithélium composé de cellules prismatiques très hautes sur un seul rang. On les voit se continuer sur les plus grosses des branches afférentes des veines portes, puis cesser brusquement après un court trajet. Avec un fort grossissement on constate que ces cordons si fortement colorés sont en réalité des tubes, qui se montrent coupés sous toutes les incidences, en long, en travers, obliquement, autour d'une même veine porte remplie de sang. La paroi veineuse se trouve en général mince. Ces tubes sont tapissés par de petites cellules prismatiques serrées, à gros noyau basal, à cytoplasma clair, réservant une lumière au centre du canal.

Ces singulières productions ne sont pas canaux biliaires, puisqu'on retrouve ces derniers avec leurs caractères ordinaires dans un certain nombre d'espaces. Nous admettrions volontiers que ce sont des voies biliaires intermédiaires aux gros canaux et aux cordons cellulaires, et dispersés en réseau anastomosé en véritable rete mirabilis, autour des veines portes. Leur siège, leur épithélium, l'absence même de canaux biliaires dans un certain nombre d'espaces portes où l'on voit exister ces tubes nouveaux sont autant de raisons plaidant en faveur de cette hypothèse. Le fait serait d'ailleurs exceptionnel.“

Von den Publicationen, in welchen ich Angaben über die Intermediärgänge der Amphibien und höherer Vertebraten fand, möchte ich folgende hier erwähnen: TROUW (1893), dessen Arbeit mir nur durch OPPEL's Lehrbuch bekannt wurde und die ich leider nicht im Original zu Rathe ziehen konnte, giebt 2 Schemata, eines vom Frosch, das andere vom Kaninchen. Beim Frosch ist der Zusammenhang zwischen Drüsenschläuchen und Ausführgängen „ein zur Seitenlinie gehöriger, nicht terminal, beim Kaninchen unterbrechen dagegen eine Anzahl Leberzellen an einer Seite des Ganges die Reihe der Gangepithelzellen“ (citirt nach OPPEL, p. 902). R. KRAUSE (1893) bildet sehr klare Bilder von der Amphibienleber ab und sagt: „An einigen Orten sieht man, dass an die Stelle der relativ niedrigen Gangzellen direct die sie an Umfang weit übertreffenden Leberzellen treten, mit ihrem charakteristischen weitmaschigen, dickfädigen Protoplasmanetz. An anderen Stellen ist der Uebergang ein mehr allmählicher. Das Protoplasma in der

dem Lumen des Ganges abgewandten Partie der Gangzellen lichtet sich mehr und mehr auf, die Zellen nehmen an Ausdehnung rasch zu, womit auch eine stärkere Entwickelung der weitmaschigen Zone Hand in Hand geht, bis wir die Zellen schliesslich als echte Leberzellen bezeichnen müssen. Die nun entstandene Gallencapillare zeigt in ihrer Weite ganz beträchtliche Schwankungen, oft ist ihr Durchmesser kaum kleiner, häufig sogar grösser als der des Gallenganges, aus dem sie hervorging." Sehr wenig einleuchtend erscheint mir GEBERG's (1893) Beschreibung des Uebergangsmodus bei der Katze durch nackte capillare Röhrchen ohne Epithelumkleidung. RENAUT (1899), der die Uebergangskanäle etwa wie R. KRAUSE beschreibt, giebt als Grund, warum es bei Amphibien und Reptilien so schwer ist, den Uebergang von Lebertubuli in Intermediärgänge zu sehen, den an, dass beinahe direct an dem Punkt, wo Tubulus und Intermediärgang in einander übergehen, der Drüsenschlauch sich krümmt und in eine andere Schnittebene als der Intermediärgang gelangt.

Vergleiche ich nun diese Angaben der Literatur mit den Thatsachen, die ich durch meine eigenen Untersuchungen feststellen konnte, so muss ich mit PILLIET (1889) sagen, dass in der Leber der Fische, und (ich kann hinzufügen) auch der Dipnoer, zwischen die Leberendschläuche und die ausführenden Gallengänge ein Kanalsystem eingeschaltet ist, welches den spärlichen und kurzen Intermediärgängen der Amphibien und Amnioten homolog ist, jedoch nach zwei Richtungen eine besondere Differenzirung erfahren hat, indem 1) eine histologische Differenzirung in diesen Schläuchen gegenüber jenen Intermediärgängen statthatte, welche durch das Auftreten von Schaltstücken charakterisirt ist, und 2) es durch mehr oder weniger ausgebildete Verzweigungen und Netzbildungen, schliesslich zu ausgedehnten, besonders auffälligen Organpartien gekommen ist. Diese beiden charakteristischen Eigenthümlichkeiten in Kürze näher zu beleuchten, wird die Aufgabe der folgenden Zeilen sein.

1) Die Schaltsücke in vergleichend-histologischer Hinsicht. Unter einem Schaltstück verstehen wir, ganz allgemein gesprochen, einen schmalen, stets an die Endstücke anschliessenden Theil des Drüsenhalses, welcher mit bald platten, bald cubischen Zellen ausgekleidet ist und sich gegen die Secretröhren oder Ausführungsgänge absetzt (STÖHR 1903).

Diese Definition, der ich mich anschliesse, ist also eine rein morphologische. Demgemäss können Schaltstücke bei den verschiedensten Drüsen vorkommen und sind auch in der That bei physiologisch absolut ungleichartigen Drüsen beobachtet worden, welche jedoch, wie MAZIARSKI 1902 zeigte, alle dem alveolären Typus angehören [1]). Ob diese Coincidenz zwischen Schaltstücken und alveolärem Typus wirklich allgemein aufrecht zu erhalten ist, dürfte nach dem Auffinden von Schaltstücken an der tubulösen Fisch- und Dipnoerleber mehr als zweifelhaft sein. Insbesondere (aber nicht ausschliesslich) sind es Drüsen des Intestinaltractus, bei welchen zwischen Alveolus und Ausführungsgang ein verengtes Schaltstück sich eingeschoben findet, und zwar ist dieser Bau nicht nur bei höheren Wirbelthieren, sondern bereits bei den Anamniern (z. B. Pankreas der Selachier, OPPEL 1900) zu constatiren. Die physiologische Bedeutung der Schaltstücke ist keineswegs klar. NUSSBAUM (1877) und RANVIER (1888) sahen in den Schaltstückepithelien Secretgranula, F. MERKEL (1883) spricht ihnen als besonders secretorische Function die Wasserabsonderung zu. Demgegenüber leugnet R. KRAUSE (1895) jedwelche secretorische Thätigkeit und hält die Schaltstücke für

1) Die sogenannten Schaltstücke der Niere lasse ich hier ganz ausser Betracht, sie sind ja den Schaltstücken anderer Drüsen absolut nicht gleich zu setzen und ihre Benennung als eine recht unglückliche zu bezeichnen.

indifferente Uebergangsepithelien. v. EBNER (1899) wiederum vertritt die gegentheilige Ansicht und bringt die Schaltstücke in Parallele zu den Secretröhren. Auch MAZIARSKI (1902) stellt sich auf diesen Standpunkt: „Einen gewissen Einfluss auf das Secret können auch die Schaltstücke ausüben. Es ist bekannt, dass der frische Pankreassaft, aus der Drüse direkt ausgepresst, kein Trypsin enthält, sondern selbstverständlich einen Körper, aus dem das Trypsin gebildet werden kann (Protrypsin HEIDENHAIN); dennoch wirkt er verdauend, wenn wir ihn direct aus dem WIRSUNG'schen Ausführungsgang bekommen. Lange und enge, die Drüse charakterisirende Schaltstücke, deren Wände eine grosse Oberfläche zeigen, erlauben anzunehmen, dass eben in Folge des längeren Verweilens des Secretes in diesen engen Gängen dasselbe gewissen Veränderungen unterliegt, welche zur Bildung seiner eigenthümlichen Eigenschaften führen". Die Frage nach der physiologischen Bedeutung ist, wie aus den widersprechenden Berichten hervorgeht, also noch keineswegs genügend geklärt.

Was nun die Schaltstücke in der Leber von *Ceratodus*, *Acipenser*, *Anguilla* und *Barbus* betrifft, so liegen die Verhältnisse nicht überall genau gleich. Während in der *Ceratodus*-Leber die langen, dünnwandigen Schläuche mit ihren spindelförmigen Kernen, gerade wie es R. KRAUSE (1895) von den Schaltstücken der Igelleber sagt, „wie auf vielen Uebergangsepithelien" die Zellgrenzen oft nur sehr schwer erkennen lassen, konnte ich doch andererseits wieder hier und da gelbliche Secretgranula in ihnen nachweisen, welche es verbieten, diese Zellschläuche als indifferente Uebergangsepithelien anzusehen. Bei den anderen Thieren konnte ich keine Wahrnehmungen ähnlicher Art machen. Immerhin halte ich es für wahrscheinlicher, dass wir es in den Schaltstücken mit besonderen Partien des Röhrensystemes zu thun haben, welche nicht ohne weiteres zu den indifferenten ausführenden Kanälen gezählt werden dürfen, sondern eine eigenartige Aufgabe zu erfüllen haben dürften. Das sehr enge Lumen dieser Gänge, welches den Verbindungskanal zwischen weiteren Partien der Gallenwege bildet, liess mir die Idee aufkommen, ob man nicht daran denken könnte, dass hier eine Eindickung des Secretes, ähnlich wie in den sogenannten Schaltstücken der Niere, erfolge. Es ist dies eine blosse Vermuthung, die rein theoretisch construirt ist, aber ich finde ohne diese Annahme eben keinen Grund, warum auf einmal ein so enges Kanalsystem in die weiteren Gallenwege eingeschaltet sein sollte, wenn nicht die dadurch bedingte Hemmung des Secretabflusses durch eine physiologisch bedeutsamere Function nöthig geworden wäre.

Die Schaltstücke der *Ceratodus*-Leber zeigen, wie wir gesehen haben, noch eine Besonderheit insofern, als sie sich nicht in allen Fällen continuirlich an die Leberendschläuche anlegen, vielmehr häufig in dieselben eingeschoben sind. Dadurch kommt es zum Auftreten von centrotubulären Zellen. Durch diese Befunde ist ein neuer Vergleichspunkt zwischen Leber und den übrigen Drüsen des Intestinaltractus, insbesondere dem Pankreas, festgestellt. LANGERHANS (1869) hat zuerst beim Kaninchenpankreas die centrotubulären Zellen gesehen und schon damals die späterhin oft bestrittene Ansicht ausgesprochen, dass es sich dabei wohl um Zellen des ausführenden Apparates handeln werde. Spätere Untersucher, die allmählich durch zahlreiche Beobachtungen die LANGERHANS'sche Ansicht von der Bedeutung dieser Zellen festigten, haben auf die allgemeine Verbreitung dieser Zellelemente im Pankreas der Vertebraten aufmerksam gemacht. Es kommt hinzu, dass die centrotubulären Zellen bei niedrigeren Thieren und Embryonen zahlreicher sind (PISCHINGER 1895) und anfangs aus polygonalen Elementen, ähnlich denen, welche die äussere Zelllage (des in frühen Stadien zweischichtigen Epithels der Pankreasschläuche) bilden, bestehen, sich dann im Sinne der Axe des Schlauches verlängern, spindelförmig werden und sich zu centrotubulären Zellen umwandeln (LAGUERRE 1893). In der älteren Literatur finden sich mehrfache Angaben von centroacinären Zellen in den Mundspeicheldrüsen, welche von neueren Autoren nicht mehr gesehen wurden. „Es handelt

sich also in jenen vereinzelten Angaben offenbar um ins Drüsenlumen einbezogene Schaltstückzellen" (OPPEL 1900).

Das Auffinden von Schaltstücken in der Fisch- und Dipnoerleber und von centrotubulären Zellen in der Leber von *Ceratodus forsteri* ist eine Beobachtung, welche, wenn sie auch vorerst nur ein vereinzeltes und nicht ein allgemeines Vorkommen dieser Bildungen beweist, die Kenntniss von den Verwandtschaftsbeziehungen der beiden grossen Mitteldarmdrüsen zu bereichern im Stande sein dürfte. Es ist bisher stets auf die ausserordentlich nahen morphologischen Beziehungen zwischen den Speicheldrüsen der Mundhöhle und dem Pankreas hingewiesen worden, und doch ist diese Aehnlichkeit wohl nur secundär erworben. Stehen doch Pankreas und Leber in phylogenetischer Beziehung als altererbte Organe den verhältnismässig jungen Mundspeicheldrüsen gegenüber. Nicht unerwähnt darf hier auch die ausserordentlich innige genetische Beziehung beider Organe bleiben, welche sich, ausser bei Cyclostomen und Selachiern, bei allen Wirbelthieren in der ventralen Pankreasanlage findet. Diese entsteht ja, wie bekannt, als paarige Divertikelbildung von dem bereits stark verdünnten Ductus choledochus aus. Leber und Pankreas, ursprünglich demselben Theil des Rumpfdarmes entstammend, haben sich mit der verschiedenartigen Function ausserordentlich verschieden differenzirt, dabei aber nicht alle Documente einer gemeinsamen Genese verloren. Als ein solches Moment, das auf den Zusammenhang ein geringes Licht zu werfen im Stande ist, möchte ich das Auftreten von Schaltstücken und centrotubulären Zellen in der *Ceratodus*-Leber auffassen. Ob nicht insbesondere eingehende, vergleichende Studien der Histiogenese von Leber und Pankreas, wie zur Zeit erst wenige (z. B. LAGUESSE 1893 über die Histiogenese des Selachierpankreas) in der Literatur vorliegen, mehr Licht auf diese Relationen zu werfen vermöchten? Mir scheint hier der Erforschung noch ein lohnendes und interessantes Problem zu harren.

2) Die Netzbildungen der Schaltstücke. Wie ich, besonders an meinen *Ceratodus*-Präparaten, zeigte, liegen zwischen Bindegewebskapsel und Lymphoidorganen der Formatio biliaris einerseits und dem Parenchym der secretorischen Leberendschläuche andererseits grössere Organpartien, denen ähnlich, die PILLIET (1889) bei Knochenfischen gesehen und beschrieben hat und welche dieser als Netzwerke intermediärer Gallengänge auffasste. Ich habe dieser Ansicht schon an anderer Stelle beigepflichtet. Bisher sind diese eigenartigen Organpartien nur bei Fischen und Dipnoern festgestellt, während bei der Amphibienleber, wo man a priori dieselben Bildungen am ehesten erwarten könnte, Schaltstückpartien bisher nicht gesehen wurden. Ich möchte jedoch nicht unterlassen, auf R. KRAUSE's (1893) Angaben, die ich bereits ausführlich citirte, nochmals aufmerksam zu machen, sie scheinen mir in mancher Beziehung meinen Angaben von Schaltstücken bei Fischen und Dipnoern zu entsprechen. Eine sichere Entscheidung ist vorerst nicht möglich. Ich beabsichtige denn auch, in nächster Zeit diese Frage an ausgedehnten Serienschnitten zu prüfen, und möchte daher vorerst die Frage offen lassen, ob in Bezug auf das Röhrensystem, wie es vorerst den Anschein macht, wirklich tiefgreifende Unterschiede zwischen den Fischen und Dipnoern einerseits und den Amphibien andererseits bestehen.

So ganz auffallend, wie diese Netzbildungen auf den ersten Blick erscheinen mögen, sind dieselben jedoch nicht mehr, wenn man eine mehr vergleichende Betrachtungsweise anstellt. Die Röhrensysteme der Leber, sowohl die Gallengänge als auch die Gallenkanälchen zeigen ja ganz constant eine hohe Tendenz zu Anastomosen- und Netzbildungen. So ist es gar nichts Ausserordentliches, dass diese Tendenz auch den Uebergangskanälen, den ausführlich beschriebenen Schaltstücken zukommt. Auch bei den Intermediärgängen höherer Wirbeltiere sind ja Anastomosen mehrfach beschrieben worden (z. B. HERING 1866). Dass es aber zu so ausgedehnten und umfangreichen Organpartien gekommen ist, das ist, meines Erachtens,

dann am ehesten erklärlich, wenn man bedenkt, dass die schmalen, langgedehnten Schläuche, als welche sich die Schaltstücke repräsentiren, selber keine grosse Festigkeit besitzen werden, sich also leicht an andere Nachbarschläuche anlegen können und dann auch mit ihren Lumina unschwer zu communiciren vermögen. Das reichliche Bindegewebe aber, welches ja bei *Ceratodus*, wie bei *Acipenser* diese Partien umgab, verleiht ihnen, nachdem es wahrscheinlich erst in ontogentisch späteren Perioden sich so stark entwickelt, die nöthige Stütze. Das Verhalten der einzelnen Theile zu einander variirt im Uebrigen auch bei Fischen und Dipnoern. Beim Sterlet bilden die Schaltstücke breitere Schläuche und grössere Maschen und sind von weniger Bindegewebe umschlungen als beim *Ceratodus*, wo die Epithelschläuche sehr dünn sind und kleinere Netze darstellen. Demgemäss ist im letzteren Fall das Bindegewebe in reicheren Massen nöthig. Ebenso wechselt auch der Modus der Verbindung mit den Leberendschläuchen, welche bei *Ceratodus* eine so eigenartige Ausbildung erlangt hat. Eines aber ist stets constant: die topographische Lage dieser intermediären Kanäle und Kanalgeflechte an der Grenze von Glisson'scher Kapsel und eigentlichem Leberparenchym. Dadurch charakterisiren sich die verschiedenen Bilder alle doch nur als Modificationen einer und derselben Einrichtung, die uns in morphologischer als auch vor allem physiologischer Hinsicht noch viel Räthselhaftes zeigt.

Verzeichniss der im Text erwähnten Werke der Literatur.

1) Asp, Zur Anatomie und Physiologie der Leber. Verh. d. Kgl. sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Kl., Bd. XXV, p. 470—504, 1 Taf., 1873.

2) Ayers, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoer. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XVIII, p. 479—527, 3 Taf., 1885.

3) Böhm u. Davidoff, Lehrbuch der Histologie des Menschen, 2. Aufl., 1898.

4) Braus, H., Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbelthiere. Habilitationsschr. med. Fac. Jena. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien u. d. Malay. Archipel, Bd. II, Lief. 4, 68 pp. 6 Taf.; Jenaische Denkschr., Bd. V, 1896.

5) —, Secretkanälchen und Deckleisten. Anat. Anz., Bd. XXII, p. 368—373, 1903.

6) Browicz, Meine Ansichten über den Bau der Leberzelle. Virch. Arch., Bd. CLXVIII, p. 1—22, 1902.

7) Eberth, C. J., Ueber den feineren Bau der Leber. Centralbl. f. d. med. Wiss., Dec. 1866, No. 57, p. 897—899.

8) —, Untersuchungen über die normale und pathologische Leber. Arch. f. path. Anat. u. Phys., Bd. XXXIX, p. 70—89, Taf. I, 1867.

9) —, Untersuchungen über die Leber der Wirbelthiere. Arch f. mikr. Anat., Bd. III, p. 423—440, Taf. XXII, 1867.

10) Ebner, v., Kölliker's Handbuch der Gewebelehre des Menschen, Bd. III, 1. Hälfte, 1899.

11) Gaule, Alice, Die geschlechtlichen Unterschiede in der Leber der Frösche. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. LXXXIV, p. 1—5, 1 Taf., 1901.

12) Gaupp, Ernst, Ecker's und A. Wiedersheim's Anatomie des Frosches. Auf Grund eigener Untersuchungen durchaus neu bearbeitet, 3. Abth., 1. Hälfte, 1901.

13) Geberg, A., Ueber die Gallengänge der Säugethierleber. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. X, p. 85—92, 1 Taf., 1893.

14) Günther, A., *Ceratodus*. Phil. Transact. Roy Soc. London, Vol. CLXI, p. 511—571, 1872.

15) Hering, E., Ueber den Bau der Wirbelthierleber. Wien. Sitzungsber., Bd. LIV, 1. Abth., 2 Taf., 1866.
16) —, Ueber den Bau der Wirbelthierleber. Arch. f. mikr. Anat., Bd. III, p. 88—114, 1867.
17) —, Von der Leber. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, p. 429—452, 1871.
18) Holm, J. F., Ueber den feineren Bau der Leber bei den niederen Wirbelthieren. Zool. Jahrb., Abth. Anat., Bd. X, p. 277—286, 1897.
19) Hyrtl, J., *Lepidosiren paradoxa*. Abhdlg. d. böhm. Ges. d. Wiss., 1845.
20) Kölliker, A., Mikroskopische Anatomie. 1854.
21) Krause, R., Beiträge zur Histologie der Wirbelthierleber. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLII, p. 553—582. 2 Taf. 1893.
22) —, Zur Histologie der Speicheldrüsen. Arch. f. mikr. Anat., Bd, XLV, p. 93—133. 2 Taf. 1895.
23) Kuljabko, Al., Einige Beobachtungen über die Leber des Flussneunauges. Centralbl. f. Physiol., Bd. XII, p. 380—381, 1898.
24) Kupffer, C. v., Ueber Sternzellen in der Leber. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XII, p. 352—358, 1876.
25) —, Ueber die sogenannten Sternzellen der Säugethierleber. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIV, p. 254—288, 1899.
26) Laguesse, E., Note sur l'histogénie du pancréas: La cellule centroacineuse. Compt. rend. de la Soc. biol., Année XLV, p. 622—624, 1893.
27) Langerhans, P., Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Bauchspeicheldrüse. Inaug.-Diss., Berlin 1869.
28) Leonard, A., Der Einfluss der Jahreszeit auf die Leberzellen von *Rana temporaria*. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abth., Suppl. 1887, p. 28—48, 1 Taf.
29) Leydig, Fr., Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin 1853.
30) —, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere, Frankfurt 1857.
31) Löwit, M., Beiträge zur Lehre vom Icterus. 1. Mittheilung. Ueber die Bildung des Gallenfarbstoffes in der Froschleber. Beitr. z. path. Anat. u. z. allg. Path., Bd. IV, p. 223—264, 1899.
32) Macallum, A. B., Alimentary canal, liver, pancreas and air-bladder of *Amiurus catus*. Proceed. of the Canadian Institute Toronto, New Ser. Vol. II, p. 387—417, 1884. (Nach Oppel's Lehrbuch citirt, da Original nicht zugänglich.)
33) Marquis, C., Das Knochenmark der Amphibien in den verschiedenen Jahreszeiten. Inaug.-Diss., Dorpat 1892.
34) Maziarski, St., Ueber den Bau und die Eintheilung der Drüsen. Anat. Hefte, Abth. 1, Heft 18, p. 171—273, 4 Taf., 1901.
35) Merkel, F., Die Speichelröhren. Rectoratsprogramm, Leipzig 1883.
36) Müller, Joh., Ueber den Bau der Leber. Arch. f. mikr. Anat. u. Phys., p. 338—344, 1 Taf., 1843.
37) Nussbaum, M., Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen, 1. Mittheilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XIII, p. 721—755, 1877.
38) Oppel, A., Beiträge zur Anatomie des *Proteus anguineus*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIV, p. 511—522, 3 Taf. 1889.
39) —, Ueber Pigmentzellen des Wirbelthierdarmes. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München. Sitzung vom 17. Dec. 1889, 16 pp. (1890 erschienen).
40) —, Eine Methode zur Darstellung feinerer Structurverhältnisse der Leber. Anat. Anz., Jahrg. V, p. 143—145, 1890.
41) —, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere, Bd. III, 1900.
42) Pilliet, A. H., Contributions à l'étude des espaces portes du foie chez quelques Vertébrés. Journ. de l'Anat et Phys., Année XXV, p. 264—276, 1889.
43) —, Recherches sur la structure du foie des Sélaciens. Compt. rend. d. Soc. de biol., Année XLII, p. 690—694, 1890.
44) Pischinger, O., Beiträge zur Kenntniss des Pankreas. Inaug.-Diss., München 1895.
45) Rawitz, B., Grundriss der Histologie, Berlin 1894.
46) Rawitz, R., Ueber die Blutkörperchen einiger Fische. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LVI, p. 149—168, 1 Taf., 1900.
47) Ranvier, K., Le mécanisme de la sécrétion. Journ. de Microgr., 1888. (Citirt nach Oppel's Lehrb. d. mikr. Anat., 1900.)
48) Remak, R., Ueber runde Blutgerinnsel und über pigmenthaltige Zellen. Arch. f. Anat. u. Physiol. u. wiss. Med., p. 115—163, 1 Taf., 1852.
49) Renaut, J., Traité d'histologie pratique, Paris 1899.
50) Retzius, G., Ueber die Gallencapillaren und den Drüsenbau der Leber. Biol. Unters., N. F. Bd. III, p. 65—68 1 Taf., 1892.
51) —, Weiteres über die Gallencapillaren und den Drüsenbau der Leber. Biol. Unters., N. F. Bd. IV, p. 67—70, 3 Taf., 1892.
52) —, Ueber die Gallencapillaren. Biol. Unters., N. F. Bd. VIII, p. 98—101, 1898.

53) Rüdinger, Ueber Leukocytenwanderungen in den Schleimhäuten des Darmkanales. Sitzungsber. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss., München, math.-phys. Kl., p. 125—154, 1895.

54) Schneider, Guido, Einiges über Resorption und Excretion bei *Amphioxus lanceolatus* Yarell. Anat. Anz, Bd. XVI, p. 601—605, 1899.

55) Semon, Richard, Verbreitung, Lebensverhältnisse und Fortpflanzung des *Ceratodus forsteri*. Semon, Zool. Forschungsreisen in Austral. u. d. Malay. Archipel, Bd. I, Lief. 1, p. 11—28, 1893; Jenaische Denkschr., Bd. V.

56) —, Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des *Ceratodus forsteri*, Jena 1901.

57) —, Ueber das Verwandtschaftsverhältniss der Dipnoer und Amphibien. Zool. Anz., Bd. XXIV, 1901.

58) Shore, Th., and Jones, H. L., On the structure of the Vertebrate liver. Journ. of Physiol., Vol. X, p. 408—428, 3 Taf., 1889.

59) Spencer, B., Der Bau der Lungen von *Ceratodus* und *Protopterus*. Semon, Zool. Forschungsreisen in Austral. u. d. Malay. Archipel, Bd. I, Lief. 2, p. 51—58, 2 Taf., 1898; Jen. Denkschr., Bd. V.

60) Stöhr, Ph., Lehrbuch der Histologie und mikroskopischen Technik, 10. Aufl., 1903.

61) Vogt, C., u. Yung, E., Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie, 2 Bde., Braunschweig 1894.

62) Weber, E. H, Ueber die periodische Farbenveränderung, welche die Leber der Hühner und der Frösche erleidet. Bericht üb. d. Verh. d. Kgl. sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig, math.-phys. Kl., p. 15—29, 1850.

63) Wiedersheim, R., Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, 3. Aufl., Jena 1893.

64) Zimmermann, K. W., Beiträge zur Kenntniss einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LII, p. 552—706, 3 Taf., 1898.

Inhaltsverzeichniss.

Die Entwickelung des Darmkanales, von Lunge, Leber, Milz und Pankreas bei Ceratodus Forsteri.

Von

L. Neumayer,
München.

Mit Tafel XXXVI und 34 Figuren im Text.

Zu vorliegender Untersuchung stand mir das von Professor Dr. R. SEMON in den Jahren 1891 und 1892 in Australien gesammelte Material von *Ceratodus Forsteri* zur Verfügung. Der grösste Theil der mir in liberalster Weise überlassenen Embryonen war bereits in Serien zerlegt; zur Ergänzung einiger Lücken, namentlich aber für Reconstructionszwecke, wurden noch mehrere Embryonen geschnitten und speciell für letzteren Zweck mit Orientirungsebenen unter Anwendung von Lampenschwarz und Zaponlack versehen.

Ueber die hier behandelten Entwickelungsvorgänge hat R. SEMON (1) bereits in Kürze in den „Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere", Heft 3 berichtet. Einige unwesentliche Abweichungen in den Ergebnissen mögen ihre Erklärung zum Theil in individuellen Variationen der Embryonen, zum Theil in der intensiveren Durcharbeitung finden, welche dem hochinteressanten Material selbstverständlich in einer Specialabhandlung zu Theil werden konnte.

Die Ausarbeitung des Stoffes erfolgte der Uebersichtlichkeit halber in getrennten Capiteln. So behandelt das erste Capitel speciell die Entwickelung des Darmkanales; der zweite Abschnitt enthält Beobachtungen über die Entwickelung der Lunge, der dritte über die Entwickelung von Leber, Pankreas und Milz.

I. Die Entwickelung des Darmkanales.

Die Untersuchungen SEMON's (2) über die Furchung und Entwickelung der Keimblätter bei *Ceratodus Forsteri* haben ergeben, dass sich aus der Urdarmhöhle das Lumen des definitiven Darmes bildet. Die Entodermzellen der Basis der Urdarmhöhle wachsen dorsalwärts einander entgegen, indem sie an der Unterseite der dorsalen Urdarmwand — dorsalen Platte — sich gegen die Medianebene hin vorschieben und so nach Verschmelzung in der Mittellinie die Epitheldecke des definitiven Darmes bilden. Es ist das ein Vorgang, wie er z. B. von GOETTE (3) in ähnlicher Weise für das Flussneunauge beschrieben wurde.

Bei Embryonen mit 5—6 Urwirbeln ist bei *Ceratodus* die Unterwachsung der dorsalen Urdarmwand durch das Entoderm erfolgt und damit ein geschlossenes Entodermrohr aufgetreten (SEMON). Dasselbe dehnt sich zu dieser Zeit in einem Bogen von etwa 180° vom Blastoporus resp. Anus über der noch mächtigen Dottermasse aus, — vide Textfigur F in SEMON's Normentafeln p. 8 — und bildet eine Röhre, deren Lichtung in dorsoventraler Richtung comprimirt erscheint. Die das Darmlumen umrahmenden Zellen weisen zwei wohl unterscheidbare Charaktere auf und können ihrer Lage nach in Dach- und Bodenzellen getrennt werden.

Jenes sind schmale, annähernd cylindrische Zellen, deren Kerne zumeist alternirend in verschiedenen Höhen liegen: das Epithel des Darmes ist hier mehrzeilig. Die Bodenzellen des Darmes hingegen sind grosse, polygonale Elemente, die im Vergleich zu jenen des Daches reicher an Dotterelementen sind. Aus diesen Verhältnissen erklärt sich einerseits die relativ geringe Anzahl der Kerne, die sich in dieser Darmzone vorfindet, andererseits die wenig präcise Abgrenzung der Bodenzellen von einander. Doch besteht keine scharfe Sonderung zwischen Dach- und Bodenzellen; seitlich gehen beide Formen allmählich in einander über.

So präsentirt sich der Darm noch in einem Stadium, das SEMON (1) in Textfigur F, p. 8 der Normentafeln von einem Embryo von 5—6 Urwirbeln und noch offener Medullarrinne abbildet und die Scheidung des Darmes in Dach- und Bodenplatte findet sich auch noch gewahrt, wenn der Dotter bereits zum grössten

Theil resorbirt ist. Erst von diesem Zeitpunkt ab beginnen die Zellen der Darmwand ein mehr einheitliches histologisches Gepräge zu tragen.

Aber schon in dem oben erwähnten Stadium haben sich Umbildungen am Darmrohre eingeleitet, die in der Folgezeit zu einer eigenartigen Bildung, zu einem sog. „ventralen Darmlumen" führen.

Von dem cranialen Ende des Darmrohres erstreckt sich nämlich bereits zu dieser Zeit „eine spornartige Verlängerung" (Semon [1]) des Darmlumens ventralwärts in den gefurchten Dotter hinein, und diese ventrale Ausbuchtung ist es, die im Verlaufe der weiteren Entwickelung den Dotter in seiner ventralen Peripherie durchsetzt. Dadurch kommt es zur Bildung eines Dotterkanales, der hinter der Kiemenregion, im Bereiche des Magenabschnittes beginnt und sich weit zurück bis an die hintere Dottergrenze erstreckt.

Die das ventrale Darmlumen umschliessenden Zellen zeigen ein ähnliches Verhalten wie jene des dorsalen Darmes. Die gegen die Oberfläche des Dotters gerichteten Dachzellen des ventralen Darmes treten zuerst als kurze, cylindrische, aber auffallend dotterreiche Formen auf, deren Kerne in 1—2 Lagen über einander stehen. In späteren Stadien nehmen diese Zellen typische Cylinderform an und bilden ein mehrzeiliges Epithel. Die Bodenzellen sind polygonal mit grossem, dotterreichem Zellkörper; auch hier gehen beide Zellformen seitlich ohne scharfe Grenze in einander über.

Das dorsale Darmlumen erscheint immer als ein einfacher, einheitlicher Kanal, welcher, im grössten Theil seines Verlaufes in dorsoventraler Richtung abgeflacht, sich bis an den caudalen Pol des Dotters erstreckt. Anders verhält sich der ventrale Darm. Schon bei seinem ersten Auftreten wächst derselbe nicht als ein einfacher Kanal nach rückwärts und unten in den Dotter hinein, sondern er sendet nach den Seiten zunächst kurze, blind endigende Gänge, die vielfach im Verlaufe der Entwickelung unter einander in Verbindung treten oder zum Theil parallel neben einander hinziehen. So kommt es, dass in vielen jungen Embryonalstadien (Stadium 36—45) der ventrale Darm auf Querschnitten anstatt eines einzigen 2—5 spaltförmige oder rundliche neben einander gelegene Lumina aufweist (vergl. Semon [1] Normentafeln p. 9). Aber niemals erreichen dieselben, seien sie nun in der Einzahl oder Mehrzahl vorhanden, das caudale Ende des Dotters. Das ist also charakteristisch für den dorsalen Darmabschnitt, dass er nie frei an der Oberfläche des Dotters ausmündet und nie eine Vereinigung des ventralen Darmes mit dem dorsalen in der Gegend des Afters zu beobachten ist.

Um die Beziehungen des ventralen Darmes und das Verhalten beider zum hinteren Abschnitt des Kiemendarmes klarzulegen, war es von Bedeutung, ein entsprechendes Stadium vergrössert im Modelle nachzubilden. Fig. 1, Taf. XXXVI, giebt ein derartig reconstruirtes Stadium (Stadium 40 nach Normentafel) von der Seite und etwas von unten gesehen wieder.

In der Abbildung ist die ovoid geformte Dottermasse wiedergegeben und von derselben umschlossen die Darmanlage, die, um die Abbildung zu vereinfachen, in Form solider Stränge gezeichnet, oben und unten annähernd parallel der Dottergrenze hinzieht. Links gehen dorsaler (*ddl*) und ventraler (*vdl*) Darm in einen gemeinschaftlichen Gang über, der schliesslich ausserhalb des Dotters den Kiemendarm (*kd*) bildet, an dem 2 bis 3 entodermale Kiementaschen bereits zur Entwickelung gekommen sind. Unmittelbar hinter diesen verjüngt sich das Darmrohr im Bereiche des künftigen Oesophagus immer mehr und wird zu einem dünnen, fast runden Gang, dessen Lumen von hohen, cylindrischen und dotterreichen Zellen gebildet wird. Nach kurzem Verlaufe senkt sich dieser Kanal (in der Abbildung ein solider Strang) in die auf dem Querschnitt fast kreisrunde Dottermasse ein und theilt sich kurz nach seinem Eintritt in den Dotter in zwei über einander, und zwar dorsal und ventral gelegene Gänge: in den dorsalen (*ddl*) und ventralen (*vdl*) Darm.

Als directe Fortsetzung des Oesophagus und der davon noch nicht differenzirten Magenanlage ist der dorsale Darm zu betrachten. Derselbe zieht in leicht dorsal convexem Bogen zum oberen und hinteren

Abschnitt des Dotters. Während seines ganzen Verlaufes ist das Lumen dieses Darmabschnittes ungetheilt und bis zum Bereich des letzten Viertels seiner Länge in dorsoventraler Richtung comprimirt. Im letzten Viertel des Darmkanales beginnt er jedoch die Horizontalebene zu verlassen, und die spaltförmige Lichtung stellt sich unter allmählicher Drehung zunächst schief von links unten nach rechts oben ein. Das kann unschwer aus der Modellfigur 1 der Taf. XXXVI ersehen werden, und die Stellung des Darmes zur Horizontalen ist aus beistehender Textfigur 1 ersichtlich, die einer in der Fig. 1, Taf. XXXVI, mit *a* bezeichneten Querschnittsebene entnommen ist. In dieser Ebene findet sich nur ein einziges Darmlumen, das dorsale (*ddl*), und zwar in Form einer eiförmigen, schief von links unten nach rechts oben gerichteten Höhle.

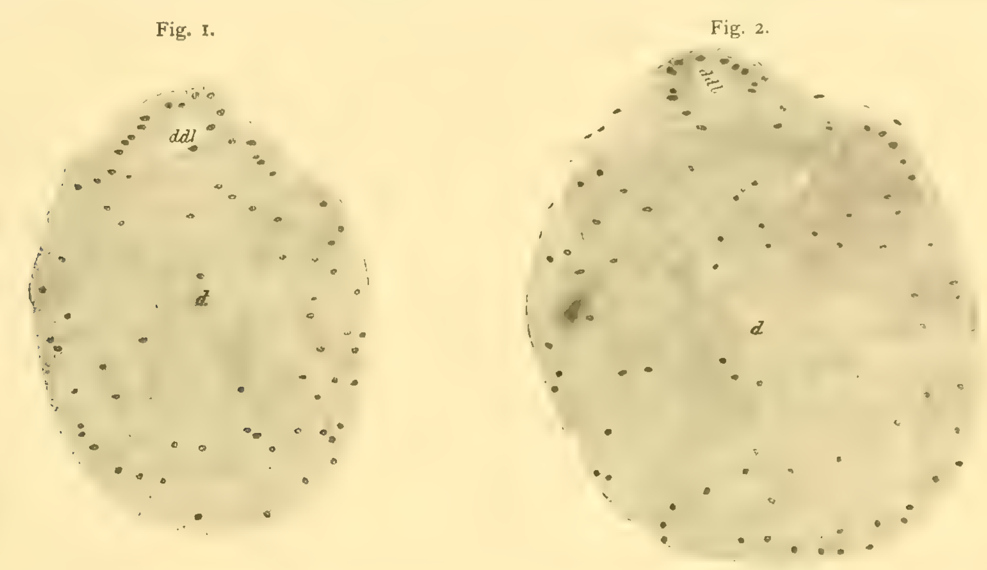


Fig. 1. Querschnitt durch den caudalen Abschnitt eines *Ceratodus*-Embryos des Stadiums 40. *ddl* dorsales Darmlumen, *d* Dotter.

Fig. 2. Querschnitt durch den caudalen Abschnitt eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 40 (Schnitt durch Ebene *b* der Fig. 1, Taf. XXXVI). Buchstaben wie Textfigur 1.

Verfolgt man dieses Lumen weiter caudalwärts, so hat der nunmehr verengte Darm nach einer kurzen Strecke eine Viertelsdrehung ausgeführt, d. h. die jetzt mehr verengte Lichtung hat im Vergleich zum Schnitt der Querschnittsebene *a* eine Drehung um 90° gemacht und zwar so, dass der Darm im Sinne einer von links nach rechts laufenden Schraube gedreht erscheint (Textfigur 2). Verfolgt man das Darmlumen in der Schnittserie bis zu seinem caudalen Ende, so sieht man schliesslich, wie dasselbe mit seiner grössten Lichtungsqueraxe in genau dorsoventraler Richtung eingestellt ist. Das abgeflachte Darmlumen hat also von der in Fig. 1, Taf. XXXVI, mit *b* bezeichneten Ebene bis zu dem äussersten Ende des Darmes eine weitere Drehung ausgeführt und zwar eine Achtelsdrehung. Damit steht nunmehr die grösste Lichtungsqueraxe senkrecht zu der im ganzen oralen Bezirk horizontal oder quer gestellten Axe.

Das eben geschilderte Verhalten des dorsalen Darmlumens ist in seiner Gesamtheit an dem in Fig. 1, Taf. XXXVI, abgebildeten Modelle leicht zu erkennen. Von dem verjüngten Abschnitte im oralen Bezirke, welcher dem späteren Oesophagus-Magentheil entspricht, zweigt sich, dorsal im Dotter verlaufend, das dorsale Darmlumen (*ddl*) ab, ventralwärts der ventrale Darm (Taf. XXXVI, Fig. 1 *vdl*), der in diesem Stadium zu seiner grössten Ausbildung gelangt ist. Die im Stadium 23 spornartig in den Dotter vorspringende Verlängerung (vergl. Semon [1] Textfigur F) ist weitergewachsen und erstreckt sich jetzt in fast rechtem Winkel bajonettförmig vom ventralen Abschnitt des Oesophagus-Magentractus weit in den

Dotter hinein. Es besteht nunmehr der ventrale Darm aus einem vertikal absteigenden Schenkel, der nach kurzem Verlauf fast rechtwinklig umbiegt und dann an der Unterseite — also ventral — des Dotters zwei Drittel von dessen Ausdehnung durchzieht und so einen horizontalen Schenkel bildet. Schon eine kurze Strecke nach dem Ursprunge des ventralen Darmes beginnt sich dessen Lumen im absteigenden Schenkel zu erweitern, um im vorderen Theil seines horizontalen Abschnittes eine breite, zunächst einheitliche Lichtung zu bilden. Aber bald beginnt sich das Darmlumen zu theilen; es bilden sich 2 (vergl. Taf. XXXVI, Fig. 1 *vdl*), in manchen Stadien jedoch bis zu 5 und mehr Gänge, die entweder blind endigen oder nach kurzem Verlauf sich wieder mit dem Hauptabschnitt des ventralen Darmes vereinigen. In ihrem Verlauf zeigt die Wandung des ventralen Darmlumens sowie der Seitensprossen und deren Gabelungen keinen glatten Contour. Man sieht zahlreiche taschenförmige Ausbuchtungen sowie Einziehungen namentlich an den Seiten auftreten. Dadurch wird diesem ganzen Darmabschnitt der Charakter einer rudimentären Bildung aufgeprägt. Darauf weist auch eine andere Eigenschaft hin, auf die bereits Semon aufmerksam gemacht hat: niemals findet sich nämlich eine Vereinigung des ventralen mit dem dorsalen Darmlumen noch eine vollständige, an irgend einer Stelle des Dotters freie Ausmündung. *Ceratodus* besitzt in dem ventralen Darm eine Bildung, die in ähnlicher Weise bis jetzt weder bei meroblastischen noch holoblastischen Eiern beschrieben worden ist.

In dem eben beschriebenen Stadium sehen wir also die mächtige Dottermasse durchsetzt von den zwei Gangsystemen der Darmanlage. Diese wird an der der freien Oberfläche des Dotters zugewandten Seite von epithelial geformten Zellen, den cylindrischen Dachzellen, umschlossen. In der an dieses Stadium anschliessenden Embryonalzeit beginnt nun behufs Ernährung und Wachsthum des Embryos eine energische Resorption des Dotters einzusetzen. Ich gebe in Fig. 2, Taf. XXXVI, die Abbildung eines Modelles in Seitenansicht, das diesen Resorptionsvorgang bei Stadium 43 (nach Semon's Normentafel) veranschaulicht.

Auch hier liegt noch wie in Fig. 1, Taf. XXXVI, der grösste Teil des Darmtractus im Dotter eingebettet und dieser ist ebenso wie dort in der Abbildung als durchsichtige Hülle um das Ganze gedacht und gezeichnet. Doch hat sich die Configuration des Dotters im Vergleich zu Stadium 40 in mancher Beziehung geändert. Die Form desselben, die in Fig. 2, Taf. XXXVI, getreu nach der Natur wiedergegeben ist, erscheint nunmehr birnförmig. Der Dotter hat sich verlängert und gegen den caudalen Pol hin (in der Abbildung rechts) nehmen sämtliche Querdurchmesser an Länge ab, während im oralen Theil (in der Abbildung links) der Dickendurchmesser des auf der Oberfläche vollkommen glatten Dotters vergrössert ist. In diesem Theile der Embryonalanlage haben sich in der Zwischenzeit Entwickelungsvorgänge abgespielt, die eine eingehendere Darstellung verlangen.

Im oralen und dorsalen Theil der Embryonalanlage, zur Hälfte ausserhalb des Dotters, findet sich eine plattenförmige, in dorsoventraler Richtung abgeflachte Bildung, an deren Ventralseite eine kleine, zapfenförmige Anlage (*lg*) sichtbar ist. Dieser ganze Abschnitt entspricht dem in Fig. 1, Taf. XXXVI, beschriebenen und als Vorderdarm resp. als Oesophagus-Magen gedeuteten Intestinaltrakt. Seine Wand wird zu dieser Zeit von typischen Cylinderzellen gebildet, und sein Lumen zeigt eine spaltförmige, in ventraler Richtung convexe Configuration. Jener ventralwärts vorragende, zapfenartige Auswuchs, in Fig. 2, Taf. XXXVI, mit *lg* bezeichnet, ist die bereits weiter vorgeschrittene Lungenanlage. Ihr Auftreten kann zeitlich sehr differiren, denn nach Semon's (1) Angaben tritt dieselbe erst im Stadium 45 $^1/_4$, also bedeutend später als in dem obigem Falle, in Erscheinung. Eingehender soll über die Entwickelung der Lunge in dem speciellen Abschnitt gehandelt werden.

Eine kurze Strecke hinter der Lungenanlage tritt der Darm in den Bereich des Dotters ein, und hier nimmt derselbe sowohl an Höhe wie Breite zu.

Und auf diesen Theil folgt der in Fig. 2, Taf. XXXVI, mit *le* bezeichnete und als primitiver Lebergang bezeichnete Abschnitt. Seine Entwickelung wird ebenfalls in einem besonderen Capitel eingehend beschrieben werden.

Hinter dem Lebergang (*le*) wendet sich der Darm, der von dieser Stelle an als Mitteldarm zu bezeichnen ist, etwas nach rechts und unten. Er giebt auf dieser Strecke nach links und unten einen Nebengang ab, der nach kurzem, geradlinigem Verlauf im Dotter rechtwinklig umbiegt und dann caudalwärts im Dotter gerade weiterzieht. Er endigt schliesslich unter Bildung einer gabelförmigen Theilung. Seine eigentliche Fortsetzung findet das dorsale oder definitive Darmlumen in einem über dem eben beschriebenen Nebengang gelegenen Lumen (*ddl*), das nach Abgabe eines kurzen, direct nach oben und leicht nach rechts gebogenen Ganges (*pad*) etwa in der Mitte der Dottermasse sein Ende findet. Während seines Verlaufes giebt der dorsale Darm (*ddl*) noch einige Seitengänge ab. Ich fasse dieselben ebenso wie die Hauptkanäle als Bildungen auf, die in Folge der Dotterresorption secundär entstehen und dem dorsalen Darmlumen nicht zu homologisiren sind. Der dorsal gerichtete Gang (*pad*) ist die dorsale Pankreasanlage, auf deren Entwickelung ich später eingehen werde.

Ausser den eben beschriebenen Kanälen durchsetzen den Dotter noch andere, zahlreiche und vielfach verzweigte Gänge, ich bezeichne dieselben als Dottergänge (*dg* Taf. XXXVI, Fig. 2). Ihr Lumen wird nie von epithelialen Wandungen gebildet, es sind nur die grossen, grobkörnigen Dotterelemente, die es umschliessen. Diese Dottergänge verlaufen in der Hauptsache in orocaudaler Richtung meist gerade gestreckt. Die Gänge bilden aber kein einheitliches, zusammenhängendes System; es sind meist für sich abgeschlossene, den Dotter durchziehende weitere oder engere Spalten, die nur selten durch Queranastomosen mit einander in Verbindung stehen. Ja sogar das sog. dorsale Darmlumen, das in früheren Stadien continuirlich vom Kiemendarm bis zum After sich erstreckt, kann als solches verloren gehen. Das ist in dem in Fig. 2, Taf. XXXVI, abgebildeten Stadium zum Theil der Fall, wo eine deutliche Unterbrechung zwischen oralem und caudalem Teil zu beobachten ist.

Der Mitteldarm, dessen Beginn dorsal durch die Pankreasanlage, *pad*, gekennzeichnet ist, erstreckt sich so ungefähr bis zur Mitte des Dotters, wo er endigt. Die caudale Fortsetzung dieses Darmabschnittes lässt sich in einem dorsal verlaufenden Dottergang erkennen. Derselbe zieht bis an das Ende des Dotters und zeigt kurz vor der Ausmündung an der Oberfläche zwei kleine Höcker (*ng*); es sind die Einmündungsstellen der Vornierengänge.

Es wirft sich nun die Frage auf, ob in diesem Stadium bestimmte Kriterien existiren, die mit Sicherheit in einem der Dottergänge das definitive Darmlumen erkennen lassen, oder ob zu dieser Zeit alle die Dottermasse durchziehenden Kanäle als gleichwerthige Bildungen im Sinne von Dottergängen, d. h. labiler Natur, zu betrachten sind.

Die Entscheidung dieser Frage kann an der Hand von Durchschnitten dieses Stadiums erbracht werden. Ein Schnitt durch den hinteren Bezirk der Pankreasanlage in der Ebene *pad* der Fig. 2, Taf. XXXVI, gelegt, ist in nachstehender Textfig. 3 in der Ansicht von vorn wiedergegeben. Der Dotterquerschnitt *d* hat im Wesentlichen eine concav-convexe, in dorsoventraler Richtung abgeplattete Configuration. Die centrale Partie des Dotters ist kernarm, und die Grenzen der grossen Dotterelemente sind nicht deutlich zu erkennen. Die cortical gelegenen Dotterpartien zeichnen sich hingegen durch Kernreichthum aus, und hier sind auch wohlausgeprägte Abgrenzungen bestimmter Dotterzellbezirke vorhanden.

In der im Wesentlichen compacten Dottermasse finden sich 4 Höhlen, eine grössere (*md*) links oben, rechts davon eine kleinere (*dg*) und 2 kleinere (*dg*, *dg*) mehr ventral. Erstere wird an ihrer Dorsalseite von hohen, cylindrischen Zellen umschlossen; dieselben nehmen nach links und unten allmählich an Breite

zu und gehen schliesslich in die Dottermasse über, welche den Boden und den grösseren Theil der rechten Mitteldarmwand bilden.

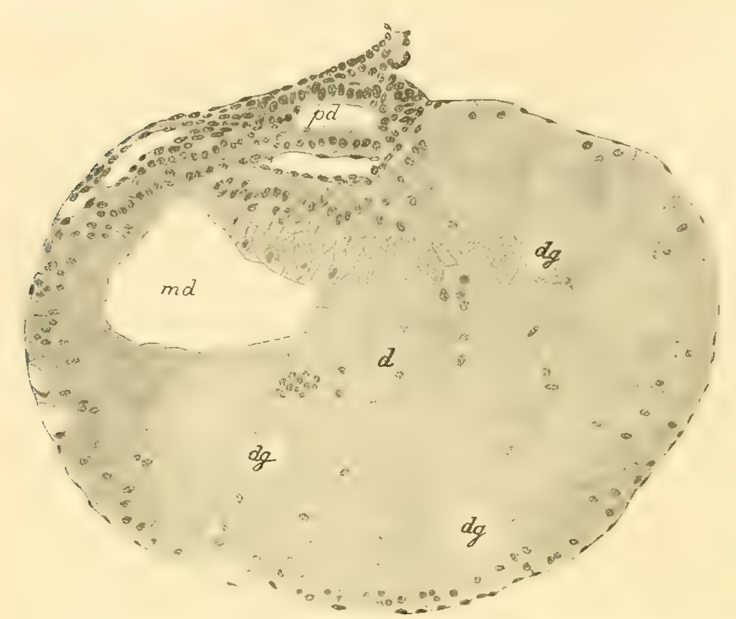


Fig. 3. Querschnitt durch Fig. 2, Taf. XXXVI, in der Ebene *pad*. *pd* dorsales Pankreas, *d* Dotter, *dg* Dottergänge, *md* Mitteldarm.

Die 3 anderen Höhlen (*dg*) werden von der grobkörnigen Dottermasse umschlossen, nirgends zeigt sich die Spur einer epithelialen Wandung. Es erscheint schwer, in einer dieser Höhlen einen Rest des vordem bestandenen ventralen Darmlumens wiederzuerkennen. Am wahrscheinlichsten kann das rechts unten gelegene Lumen als ein Rudiment desselben angesehen werden: es liegt am meisten ventral, und seine untere Wand weist, wenn auch nur noch in geringem Grade, auf die im vorigen Stadium p. 48 beschriebene, epithelartige Anordnung der Wandung dieses Darmabschnittes hin.

Die das definitive Darmlumen umschliessenden Cylinderzellen treten schon zu einer Zeit auf, wo das ventrale Darmlumen sich erst zu bilden anfängt. Da bildet zunächst eine Lage kurzer, cylindrischer Zellen das Dach des definitiven Darmes. Später werden diese Zellen höher, umschliessen aber das Darmlumen immer noch in einfacher Lage. Dann, etwa von Stadium 46 ab (siehe Textfig. 3 und 4) treten die Kerne in mehreren Reihen auf: es entsteht ein mehrzeiliges Epithel. So wie die Entwickelung des Darmepithels für diesen dorsalen Abschnitt des Mitteldarmes sich gestaltet, in derselben Weise spielt sich die Bildung der ganzen Darmwand ab, und Hand in Hand mit dieser definitiven Ausgestaltung geht die Entstehung einer grossen, einheitlichen Darmhöhle. Die Entwickelung derselben erfolgt in der Weise, dass die Dottergänge immer zahlreicher werden, ein grosses Lacunensystem bilden und schliesslich zu einem einzigen grossen Darmlumen zusammenfliessen. Das zeigen die beiden Textfigg. 4 und 5, von denen erstere ein Querschnittsbild des in Fig 3, Taf. XXXVI, abgebildeten Modelles von Stadium 46 ist und zwar eine kurze Strecke hinter der mit *x* bezeichneten Ebene. Etwas weiter caudal, und zwar

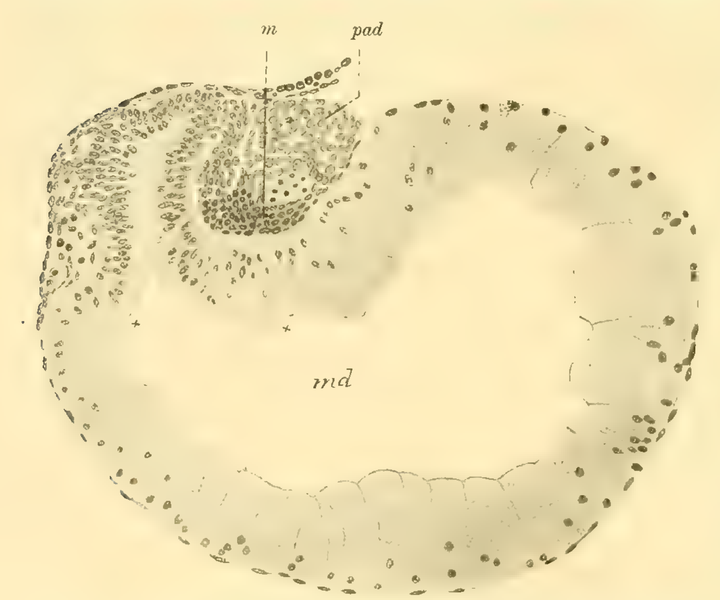


Fig. 4. Querschnitt durch den Darm von *Ceratodus Forsteri* in Stadium 46 nach SEMON (Tafelfigur 3, hinter *x*). *m* Milz, *md* Mitteldarm, *pad* dorsales Pankreas, ** Stelle, wo die epitheliale Darmrinne in den von dotterreichen Zellen begrenzten Mitteldarm übergeht.

in der Höhe der Führungslinie bei *x* der Fig. 4, Taf. XXXVI, ist der in Textfig. 5 abgebildete Schnitt entnommen.

In vorstehender Textfig. 4 wird eine grosse centrale Höhle (*md*) von einer dicken Wand umschlossen. Diese Wand zerfällt in zwei Abschnitte, deren Grenze etwa an der mit den beiden ** bezeichneten Stelle ist. Hier geht die grosse Höhle *md* nach links und oben in ein spaltförmiges, enges Lumen über, das von einem mehrzeiligen schmalen Cylinderepithel begrenzt wird. Die Wand des weiten Hohlraumes *md* wird von epithelial angeordneten Dotterelementen gebildet, deren Protoplasma mit groben Dotterkörnern durchsetzt ist.

Verfolgt man die Serie weiter caudalwärts, so löst sich die grosse centrale Höhle *md* in ein unregelmässig geformtes System von Spalten auf (*md* Textfig. 5). Die grosse Dottermasse selbst wird von einer grossen Anzahl kleiner Kanäle, Dottergänge (*dg*), durchzogen. Dieselben weisen auf lebhafte Resorptionsvorgänge in diesem Dotterabschnitt hin. Von besonderem Interesse ist an dieser Stelle ein bestimmter Abschnitt der ventralen Dottermasse. Von der U-förmig gestalteten Mitteldarmhöhle erstreckt sich ventralwärts ein schnabelförmiger Spalt (*epds*). Derselbe ist in seinem oberen Theil wie der ganze Hauptabschnitt des Mitteldarmes (*md*) von kernarmer Dottermasse begrenzt. Aber je weiter ventralwärts der Spalt geht, desto epithelartiger und kernreicher wird seine Wand, und man sieht, soweit es bei dem Erhaltungszustand des Embryos möglich ist, bestimmte Territorien des Dotters als zu diesen Kernen gehörig abgegrenzt. Und namentlich die Kuppe dieses Spaltes ist es, welche von einer ein- bis zweireihigen Kernschicht und cylinderartigen Zellkörpern überlagert wird.

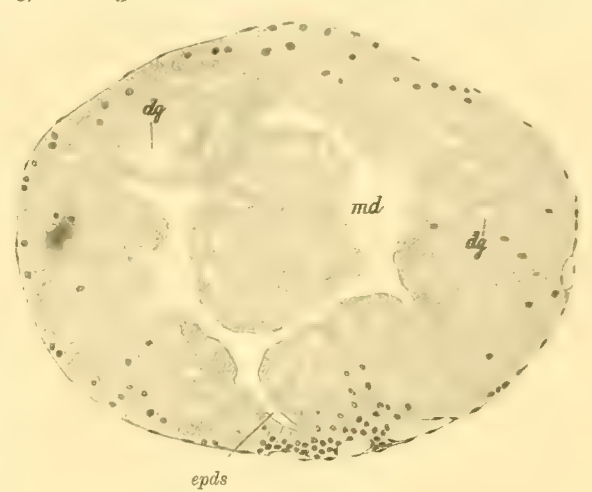


Fig. 5. Querschnitt durch Stadium 46, aber weiter caudal (in der Ebene *x* des Modelles Taf. XXXVI, Fig. 4). *dg* Dottergänge, *epds* angeschnittene epitheliale Darmspirale. *md* Anlage des Mitteldarmlumens.

Verfolgt man die Serie oralwärts, so bemerkt man, wie dieser Spalt sich Schnitt für Schnitt von der Mittelebene entfernt und, von links nach rechts emporsteigend, zur Dorsalseite des Dotters zieht. Je weiter nach vorn, desto mehr sieht man die Spalte von typischen Cylinderzellen umschlossen und schliesslich in jenen Theil des Mitteldarmes übergehen, der in Textfig. 4, p. 52, nach oben von den ** gelegen ist.

Auch caudalwärts von der mit *x* bezeichneten Ebene auf Fig. 4, Taf. XXXVI, kann der Spalt verfolgt werden, und zwar rückt er in auf einander folgenden Schnitten von links unten nach rechts oben vor, um schliesslich in den epithelial begrenzten Enddarm überzugehen.

Vollkommen klar lässt sich das Verhalten dieser Bildung bei Betrachtung der beiden Modelle Fig. 3 und 4, Taf. XXXVI, überblicken. Hier sieht man in dem durchscheinend gezeichneten, spindelförmigen Dotter die centrale Höhle in Form eines Ausgusses wiedergegeben und um dieselbe eine spiralig gewundene Leiste (*epds*). Diese Leiste war auf den Querschnittsbildern der Textfigg. 4 und 5 als jener epitheliale Spalt zu sehen, welcher dort dorsal, hier ventral in der Dottermasse gelegen ist, je nachdem eben der Schnitt durch eine bestimmte Stelle des Darmes geführt wurde. Sie bildet im Dotter eine von links nach rechts verlaufende Rinne, welche ich als epitheliale Darmrinne oder wegen ihres spiraligen Verlaufes als epitheliale Darmspirale (*epds*) bezeichnete.

Als einfache, epithelial bekleidete Rinne in gewissen Embryonalstadien auftretend, ist die epitheliale

Darmspirale als ein bestimmter Abschnitt des durch Resorption entstehenden Darmlumens zu betrachten, und zwar als jener Abschnitt, der als erster eine epitheliale Wandung aufweist.

Da erscheint es nun von besonderer Bedeutung, festzustellen, wie diese epitheliale Rinne zu Stande kommt. Darüber geben Stadien Auskunft, die zwischen den in Fig. 2 sowie 3 und 4, Taf. XXXVI, abgebildeten Entwickelungsperioden des Darmes liegen.

Bei einem Embryo, der um weniges älter ist als Stadium 40 der Tafelfig. 1, ist noch neben dem dorsalen Darmlumen ein ventrales vorhanden; aber die Resorption des Dotters hat bereits begonnen, es sind einige enge Kanäle im Dotter aufgetreten. Vergleicht man die Wandung des dorsalen Darmlumens dieses Stadiums mit derjenigen von Stadium 40, so zeigt sich im oralen wie caudalen Abschnitt des Mitteldarmes eine auffallende Veränderung. Während hier zuerst nur das Dach aus epithelial angeordneten Zellen bestand, wird nunmehr auch der Boden von solchen gebildet. Auch sind die Dachzellen länger und schmäler geworden, und die Kerne am Firste des Darmdaches fangen an, sich in dorsoventraler Richtung zu verschieben. Dadurch kommt es zur Bildung eines mehrzeiligen Epithels zunächst im oralen und caudalen Abschnitt des Mitteldarmes, denn die centrale Partie desselben hat zu dieser Zeit erst im Bereiche des Daches eine aus Epithelzellen gebildete Wandung. Der Boden, vordem von der centralen Dottermasse gebildet, verfällt der Resorption, und an die Stelle des Dotters tritt schliesslich eine Höhle.

Gleichzeitig mit dieser Aushöhlung des Dotters geht ein Auswachsen der epithelialen Zellen vom oralen und caudalen Abschnitt des Mitteldarmes einher, so dass schliesslich auch der centrale Abschnitt desselben epitheliale Begrenzung erhält. Aber diese beschränkt sich anfangs nur auf den oben als „epitheliale Darmspirale“ bezeichneten Theil, deren Lumen continuirlich in die grosse, centrale Dotterhöhle übergeht; die Wandung dieser wird von grossen kernhaltigen Dotterelementen gebildet. Sobald so ein gegen die Dotterhöhle offenes, spaltförmiges, epitheliales und continuirliches Darmlumen entstanden ist, leitet sich auch die spiralige Drehung desselben ein, und in einer Entwickelungsperiode, welche dem Stadium 44 nach Semon entspricht, ist der epitheliale Abschnitt des Darmes bereits in einer halben Tour gedreht. Diese Drehung des Mitteldarmes ist eine Verlagerung des spaltförmigen, epithelialen Darmlumens im Raume, und zwar in der Dottermasse in der Richtung von links nach rechts. Wie diese Drehung zu Stande kommt, ist aus der Beobachtung der Schnittserien nicht zu erschliessen. Nur so viel glaube ich mit Sicherheit behaupten zu können, dass die Drehung auf das Darmlumen resp. den Darm allein beschränkt bleibt; es ist keine Drehung des Dotters damit verbunden. Damit wäre die Möglichkeit gegeben, die spiralige Drehung in einem gewissen Sinne wenigstens mit Wahrscheinlichkeit zu erklären.

R. Kantorowicz (4) glaubt, dass im Mesenchym die Ursache für die spiralige Aufrollung zu suchen sei, indem durch dasselbe die Darmepithelien theils passiv durch den Seitendruck geschoben, theils durch den Druck zum eigenen Wachstum gereizt würden und so die Grundlage für die spirale Aufrollung der Schleimhaut abgeben.

Rückert (5) schreibt zwar auch dem Mesenchym für die Mechanik der Spiraldarmentwickelung bei den Selachiern eine gewisse active Mitwirkung zu, sieht aber die Hauptursache in einer activen Thätigkeit des Epithelrohres, das bei der räumlichen Beschränkung, welche die Leibeshöhle bedingt, keine andere Ausdehnung erfahren kann. Und für letztere Deutung sprechen nun gerade die Verhältnisse bei *Cerotodus Forsteri.*

Es hat sich nämlich gezeigt, dass hier bereits zu einer Zeit eine spirale Drehung des Darmes in Erscheinung tritt, wo der Dotter noch nicht resorbirt ist und der Darm noch die Form einer Halbrinne hat. Hier kann von irgend einer äusseren Einwirkung, z. B. des Mesenchyms, noch keine Rede sein. Nur ein einziger Factor käme hier in Betracht, der aber sicherlich nur secundäre Bedeutung hat. Ich habe bei der Reconstruction des Stadiums 46 auch die Gefässe, welche an der Oberfläche des Dotters zu dieser Zeit

schon zahlreich entwickelt sind, mitberücksichtigt — dieselben wurden auf den Figg. 3 und 4, Taf. XXXVI, der Klarheit wegen nicht eingetragen — und konnte feststellen, dass die Subintestinalvene mit ihrem Hauptstamme auf eine grosse Strecke im caudalen Teil dem epithelialen Darmlumen aussen auf der Oberfläche des Dotters folgt und demnach ebenso wie dieses eine Spiraltour beschreibt. Damit wäre die Möglichkeit gegeben, zwischen diesen beiden Bildungen gewisse Relationen zu sehen. Aber an dem vorliegenden Materiale dürfte es nicht möglich sein, mit Sicherheit zu unterscheiden, welche von den beiden Anlagen als bestimmend für den Verlauf der anderen anzusehen sei.

Da war es nun K. Reuter (6), der die Entwickelung der Darmspirale an einem holoblastischen, dotterreichen Ei, bei *Alytes obstetricans,* untersuchte und in der excentrischen Lage des Dottermateriales im ventralen Theil der Darmwand sowie im Längenwachsthum die Hauptursache der Spiraldarmbildung bei Amphibien sah. Da bei *Alytes* — ebenso wie bei *Ceratodus* (siehe p. 48) — das Dach des Darmrohres zu einer gewissen Zeit aus einer dünnen Zelllage besteht, während Seitenwände und Boden von der mächtigen Dottermasse gebildet werden, so muss nach Reuter's Ansicht bei fortschreitendem Wachsthum eine Spiralkrümmung des Rohres auftreten. Während die grossen, dotterreichen Bodenzellen des Darmes eine bedeutende Oberflächenvergrösserung bei ihrer Theilung im Gefolge haben, sollen unter sonst gleichen Verhältnissen die Dachzellen, also die entgegengesetzte Seite, in dieser Hinsicht zurückbleiben. Die Folge dieses ungleichmässigen Wachsthums ist nun nach Reuter eine spiralige Krümmung des Darmes. Hierbei geht Reuter von der Hypothese aus, dass die grossen und dotterreichen Zellen eine grössere Oberflächenausdehnung erfahren als die kleineren Dachzellen. Aber schon die Thatsache, dass der Beweis für dieses ungleichmässige Wachsthum nicht erbracht wurde und auch schwer zu erbringen sein dürfte, lässt die Möglichkeit der Spiraldarmentstehung in dieser Form sehr problematisch erscheinen, und direct entgegen steht dieser Annahme die Thatsache, dass mit Beginn der Spiraldarmentwickelung auch die Dotterresorption sehr energisch einsetzt. Das ist bei *Ceratodus* der Fall und das zeigt in derselben Weise *Alytes.* Wenn also auf der einen Seite durch die immerhin träge Zellenvermehrung der Dotterelemente wirklich eine Flächenvergrösserung erzielt werden sollte, so wird dieses Wachsthum durch die Resorptionsvorgänge andererseits, wenn nicht ins Gegentheil gekehrt, so doch bis zu einem gewissen Grad compensirt werden. Jedenfalls geht auch aus dieser Untersuchung Reuter's nur soviel mit Bestimmtheit hervor, dass auch bei *Alytes obstetricans* dem Darmepithel selbst eine aktive Rolle bei der Bildung der Darmspirale zufällt. Und da scheinen es bei *Ceratodus* gerade die histologisch am höchsten differenzirten Dachzellen zu sein, welche in Folge ihres äusserst intensiven Wachsthums in dem sich lösenden Dottermateriale eine Deviation, dann bei weiterschreitendem Längenwachsthum eine Drehung des zunächst eine Halbrinne darstellenden Darmrohres bedingen. Wenn nun im Verlaufe der Entwickelung durch Zusammenfluss der zahlreichen Dottergänge eine grosse centrale Höhle entstanden ist, beginnt ihre Wandung epithelialen Charakter anzunehmen, die von der epithelialen Darmspirale sowohl wie vom oralen und caudalen Ende des Mitteldarmes ausgeht. In dieser Zeit beschreibt dann die Darmspirale meist schon $1-1^1/_2$ Touren (vergl. Modell Taf. XXXVI, Fig. 3 und 4), und ihre Zahl nimmt dann nach erfolgter Umwandlung des Darmes zu einem epithelialen Rohr rasch zu. Eine eigenthümliche Erscheinung ist in dieser Periode mehr oder minder deutlich zu beobachten.

Das Lumen des Vorderdarmes ist im Stadium 40 in dorsoventraler Richtung abgeflacht und stellt im Ausgusse eine dünne Platte dar. In dem Abschnitte zwischen Lungenanlage und hinterster Kiementasche verjüngt sich das Vorderdarmlumen so, dass unmittelbar hinter der letzten Kiementasche ein kaum sichtbarer Kanal die Communication zwischen dieser Region und dem Lungendarm herstellt. Ja es kann hier sogar zu einem völligen Schwunde des Darmlumens kommen, worauf bereits R. Semon (1) hinweist. Er hebt mit Recht hervor, dass in den Stadien $40-45^1/_4$ der hintere Theil des respiratorischen Darmab-

schnittes sein Lumen verliert, das aber nicht immer ganz verschwindet, sondern zuweilen „noch stellenweise als feiner Spalt nachweisbar" ist. Ueber die Art und Weise, wie der Verschluss erfolgt, vermag ich an der Hand des zur Verfügung stehenden Materials nur so viel zu sagen, dass Hand in Hand mit der Verengerung des Darmlumens eine Verdickung der ventralen und der daran anschliessenden unteren Partie der Seitenwandungen zu beobachten ist. Das kommt vornehmlich dadurch zum Ausdruck, dass in den genannten Theilen der Darmwand die Kerne in drei-, ja vierfacher Reihe über einander gelagert erscheinen. Da in keinem der Stadien mit Sicherheit die Grenzen der Epithelien zu erkennen waren, konnte ich auch nicht entscheiden, durch welche Epithelumformung die Verdickung des Bodens und der Seiten dieses Darmabschnittes erfolgt: ob durch Bildung eines mehrschichtigen oder eines mehrzeiligen Epithels.

Dieser temporäre Verschluss des Vorderdarmes ist eine vielfach beobachtete Erscheinung und z. B. schon von Balfour bei Selachiern und Knochenfischen, von H. Piper bei *Amia calva*, von Kupffer bei *Ammocoetes Planeri*, von de Meuron bei Amphibien und Reptilien beschrieben worden. Da nun ein ähnlicher Verschluss des Darmrohres bei Selachiern auch caudal, und zwar zwischen dem Spiraldarm und der fingerförmigen Drüse zu einem soliden Stück auftritt, liegt nach Rückert (5) die Möglichkeit vor, eine gewisse Beziehung zwischen diesem Vorgang und der Spiraldarmbildung zu vermuten. Zur Erklärung der Drehung ist nämlich, wie Rückert (5) ausführt, die Annahme nothwendig, dass vor und hinter der Spiraltour zwei fixe Punkte gegeben sind. Nach den Gesetzen der Mechanik müsste nun die spiralige Drehung entweder durch eine gleichgrosse Gegendrehung oder durch eine Verschiebung in der Darmwand d. h. ihrer Epithelzellen gegen einander aufgenommen werden. Für letztere Annahme spräche nun nach Rückert die Thatsache, dass „sich während der Spiraldarmentwickelung die zwischen diesem Darmabschnitt und der fingerförmigen Drüse gelegene Strecke des Darmrohres in ähnlicher Weise zu einem soliden Abschnitt" umwandelt, „wie dies für den Oesophagus seit Balfour bekannt ist." Dazu kommt noch, dass gerade an dieser soliden Partie des Mitteldarmes „die regelmässige radiäre Stellung der Epithelzellen eine Zeit lang in hohem Grade gestört" ist, „so dass die Zellen ganz irregulär durcheinander liegen" (Rückert 5). Dieser Anschauung tritt A. Oppel (7) entgegen. Er hält es nicht für erforderlich, dass die hinter dem Spielraum gelegene Strecke der Darmwand die spirale Deckung ausgleicht. Er glaubt vielmehr, „dass ungleiches Wachsthum des Epithels die Bildung der Spiralfalte bedingt". Es gelang ihm auch, an einem Rohr aus Modellirthon den ganzen Entwickelungsmodus nur „durch Druck mit dem Finger oder einem gebogenen Modellirholz ohne jede Drehung und Gegendrehung" zur Anschauung zu bringen. Nach meinen Beobachtungen können die Verhältnisse, wie sie sich bei *Ceratodus* abspielen, keine Entscheidung dieser Controverse bringen, und das um so weniger, als beide Vorgänge, wie mir scheint, wohl auch zugleich sich abspielen können und ontogenetische Vorgänge nicht immer mit Bestimmtheit in einer gewissen Richtung gedeutet werden können. So findet sich z. B. auch beim Hühnchen in einer bestimmten Embryonalperiode ein completer Verschluss, wie das Gasser (51) und in letzter Zeit Ch. S. Minot (52) an Sagittalschnitten nachwiesen. Bei einem 6 Tage alten Hühnchen beschreibt Minot die Verhältnisse folgendermaassen: „Upon the cloaca abuts the large intestine, the epithelium of which, . . . has proliferated rapidly since the fourth day, so as almost to close the end of the intestine next to the cloaca, and to leave only a very small lumen through the remaining part." Und so wie hier erhält sich dieser Zustand noch bei 9-tägigen Hühnerembryonen und erst vom 11. resp. 12. Tag ab öffnet sich dieser Darmverschluss wieder. Hier müssen wohl andere Ursachen für die Obliteration des Darmlumens angezogen werden, denn beim Hühnchen kommt kein Spiraldarm in Betracht, ja selbst eine Schlingenbildung ist in diesem Stadium noch nicht erfolgt.

Mag nun dieser Verschluss bei *Ceratodus* secundär sein, d. h. im ursächlichen Zusammenhang mit der Spiraldrehung stehen oder durch das gerade zu dieser Zeit sich mächtig entwickelnde Herz veranlasst oder

überhaupt ein durch Wechselvorgänge in der Darmwandung ausgelöster Vorgang sein: soviel kann aus dieser Erscheinung erschlossen werden, dass die von Rückert (5), Reuter (6) und Oppel (7) dem Epithel zugetheilte Rolle von ausschlaggebender Bedeutung für die Spiraldarmentwickelung ist, und zwar nicht nur im Anfang, sondern im ganzen Verlauf der Darmentwickelung.

Ich wende mich nunmehr zur Beschreibung eines bedeutend älteren Stadiums, dessen Darmkanal modellirt und in den Figg. 5, 6 und 7, Taf. XXXVI, abgebildet ist. Dem Entwickelungsgrade nach entspricht der untersuchte Embryo einem Stadium, das zwischen den Stadien 46 und 47 nach Semon's Normentafel gelegen ist.

Die bedeutsamste Wandlung, welche im Laufe der Entwickelung in Erscheinung getreten ist, kommt in der vollständigen Resorption des Dotters zum Ausdruck, so dass jetzt ein epitheliales Darmrohr nach allen Seiten von dem visceralen Blatte des Peritoneums umschlossen wird.

Ich beginne mit der Beschreibung der Fig. 5, Taf. XXXVI, die das Darmrohr mit Leber (*le*) und Lungenanlage (*lg*) von oben her gesehen darstellt. Der ganze Darmtractus lässt sich zu dieser Zeit, wie das schon Götte (8) für die Unke, in jüngster Zeit auch Reuter (7) bei *Alytes obstetricans* gethan hat, in drei ziemlich gleich grosse Abschnitte eintheilen.

Es besteht 1. ein vorderer, in der Fig. 5, Taf. XXXVI, zwischen *kd* und *c* gelegener Abschnitt, der in seinem rechten, d. h. caudalen Theil eine grosse Spiraltour beschreibt. Dieser Bezirk entspricht dem ganzen späteren Oesophagus-Magenkanal. An ihn reiht sich 2. ein mehrfach spiralig gedrehter Darmabschnitt an, es ist der Mitteldarm; derselbe beginnt von der Einmündung des Pankreas-Leberganges (*m leg*) in den Darm bei *c* und endet mit auslaufender Spirale. Ein 3. Gebiet umfasst den gerade gestreckten, sich caudal verjüngenden und dorsoventral comprimirten Enddarm *g*.



Fig. 6. Querschnitt durch den Darm und seine Umgebung von *Ceratodus*, Stadium $46^1/_2$ (durch Ebene *a* der Fig. 5, Taf. XXXVI). *ep* Splanchnopleura, *lg* Lunge, *le* Leber, *vd* Vorderdarm, *vf* Gallenblase.

Der erste Abschnitt, Vorderdarm, stellt seiner Ausdehnung nach den weitesten Abschnitt der ganzen Darmanlage dar und kann mit Rücksicht auf seinen Verlauf in zwei Unterabtheilungen getrennt werden: in einen oral gelegenen (in der Figur links), gerade gestreckten und in einen sich nach rechts anschliessenden, gedrehten Theil. Der vordere, gerade verlaufende Abschnitt besteht aus einem in dorsoventraler Richtung abgeflachten Epithelrohr und besitzt an allen Stellen ein deutliches Lumen. Niedere, in der Längsrichtung verlaufende Falten erstrecken sich an der Innenseite von Dach und Boden dieses Darmabschnittes entlang (Textfig. 6 bei *vd*). Das Epithel ist ein einschichtiges, hohes Cylinderepithel; die Zellen tragen an der Oberfläche einen feingestrichelten, schmalen Cuticularsaum. Zwischen den Cylinderzellen liegen sehr vereinzelt Becherzellen.

In obenstehender Textfig. 6 ist ein Querschnitt durch die bei *a* in der Fig. 5, Taf. XX XVI, bezeichnete Ebene wiedergegeben. Der Schnitt trifft eben jene Stelle, wo der gerade verlaufende Teil des Vorderdarmes in den spiralig gedrehten Abschnitt übergeht. Demzufolge ist das Darmlumen (*vd*) schief von links oben

nach rechts unten eingestellt (die Bezeichnungen sind nach der Figur genommen; in Wirklichkeit steht der Darm von rechts oben nach links unten orientirt, da die Figur, wie alle, dem Beschauer zugekehrt gezeichnet ist). An der Innenseite der Darmwand zeigen sich niedere Erhebungen, es sind die Querschnitte der oben als Längsfalten bezeichneten Bildungen. Der ganze Darm (*vd*) erscheint nach rechts (resp. links) hin verlagert, da sich hier bereits jene Drehung bemerkbar macht, die weiter zurück im Vorderdarm in eine reguläre, von links nach rechts gedrehte Spiraltour übergeht.

Am meisten dorsal in der Abbildung und nach links gelegen ist ein oblonges Lumen (*lg*), das von dicht an einander liegenden spindelförmigen Zellen mit runden, stark chromophilen Kernen umrahmt wird. Es ist ein Querschnitt durch den caudalen Theil der Lungenanlage, die zunächst von einer Lage Bindegewebe und dieses von dem meist cubischen Epithel der Splanchnopleura umschlossen ist. Nach rechts und links wird dieses Epithel niedriger und setzt sich einerseits auf den Darm (*vd*), andererseits auf Vena cava und Leber (*le*) fort. Der ganze untere Theil der Abbildung wird von einer grossen, blasenförmigen Bildung mit dünner epithelialer Wandung, der Gallenblase (*vf*), eingenommen.

Diese, sowie die Leber sind in den Modellabbildungen 5 und 7 als ein einheitlicher Körper (*le*) dargestellt, der in Fig. 6, Taf. XXXVI, nicht eingezeichnet wurde, um die Lage der Lunge (*lg*) zur Anschauung bringen zu können.

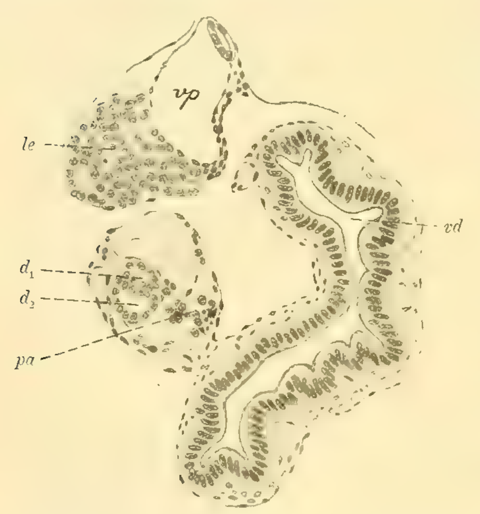


Fig. 7. Querschnitt durch den Vorderdarm von *Ceratodus*, Stadium $46^1/_2$, Ebene *b* der Fig. 5, Taf. XXXVI. d_1 d_2 Pankreas-Lebergang, *le* Leber, *pa* Pankreas, *vd* Vorderdarm, *vp* Pfortader. (Caudalansicht.)

Unmittelbar hinter der frei endigenden Lunge, also etwa in der Mitte zwischen hinterer Kiementasche (*kd* Taf. XXXVI Fig. 5) und Einmündung des Pankreaslebergangës (bei *c* Taf. XXXVI, Fig. 5) beginnt der Vorderdarm die Horizontalebene zu verlassen und in einer von links nach rechts gedrehten Spirale eine 360° betragende Tour zu beschreiben (*gds* Taf. XXXVI, Fig. 6). Auch in dem gedrehten Abschnitt zeigt die Darmwandung der Länge nach verlaufende Falten, und zwar sind dieselben hier stärker entwickelt als im oralen Theil des Vorderdarms. Dass es sich hierbei um eine thatsächlich im Leben vorkommende Bildung handelt, erscheint durch die Beobachtung an einer Reihe gut conservirter Embryonen erwiesen.

In diese Spiraltour des Vorderdarmes ist eine zweite eingeflochten, die aus 2 parallel zu einander hinziehenden, durch eine Furche getrennten Strängen (*leg* und *pam* Taf. XXXVI, Fig. 5) besteht und die, nachdem sie eine $^3/_4$ Tour gebildet, etwas links von der Medianebene an den Darm herantritt. Die beiden Stränge schliessen in sich den anfangs getrennten, später aber vereinigten Pankreas-Lebergang, durch deren Einmündungsstelle die Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm gegeben ist.

Einen Querschnitt durch diesen Theil des Darmes in der durch den Buchstaben *b* in Fig. 5, Taf. XXXVI bezeichneten Ebene gebe ich in Textfig. 7 wieder.

Ein Vergleich dieser mit der vorhergehenden Textfig. 6 ergiebt vor allem eine auffallende Verlagerung des Vorderdarmes (*vd*). Der Querschnitt desselben ist auf der rechten Seite des Embryos ventralwärts gerückt, sein Lumen ist nunmehr in dorsoventraler und von links nach rechts unten (im Bilde von rechts nach links unten) gehender Richtung eingestellt. Epitheliale Formation und Faltenbildung der Wand sind dem vorhergehenden Schnitt gleich. Unterhalb der Pfortader (*vp*) liegt auf dem Querschnitt getroffen der caudale Theil der Leber (*le*), noch weiter ventral 2 epitheliale Gänge, d_1 und d_2, die hier noch getrennten

Ausführungsgänge des Pankreas und der Leber. Zwischen Pankreas-Lebergang und Vorderdarm liegen im Präparat äusserst intensiv gefärbte Kerne tragende Zellen, zwischen welche gröbere und feinere Körnchen von Pigment eingelagert sind. An dieser Stelle ist der vorderste Theil des Pankreas angeschnitten (*pa* Textfig. 7).

Verfolgt man die Serie noch weiter zurück bis zu einer Stelle, welche in Fig. 5, Taf. XXXVI, durch die Führungslinie *c* bezeichnet ist, so zeigt der Darm (*vd* Textfig. 8) im Vergleiche zum vorhergehenden Schnitte keine wesentliche Verschiedenheit in Lage und Bau. Seine Wandung ist von kernreichem, mesodermalem Gewebe umschlossen, und in dieses eingelagert finden sich (links in der Textfig. 8) folgende Gebilde. Lateral vom Darm liegt ein von hohen cubischen Zellen umschlossenes Lumen (*pa leg*). Dasselbe ist der Querschnitt eines Kanales, und zwar des gemeinschaftlichen Pankreas-Leberganges. An seiner unteren und inneren Seite ziehen epitheliale Gänge, die aus kubischen Zellen mit stark gefärbten Kernen aufgebaut sind. Dorsal davon liegt ringförmig um ein Gefäß Gewebe mit drüsenähnlichem Charakter. In beiden Fällen handelt es sich um Anschnitte des Pankreas (*pa*). Auch hier sind zwischen den Zellen zahlreiche Pigmentkörner eingeschlossen. Zwischen Pankreas und Darm liegen Haufen lymphoider Zellen, die namentlich an einer Stelle (*m*) dichter gehäuft sind und unten als milzartiges Organ beschrieben werden sollen.

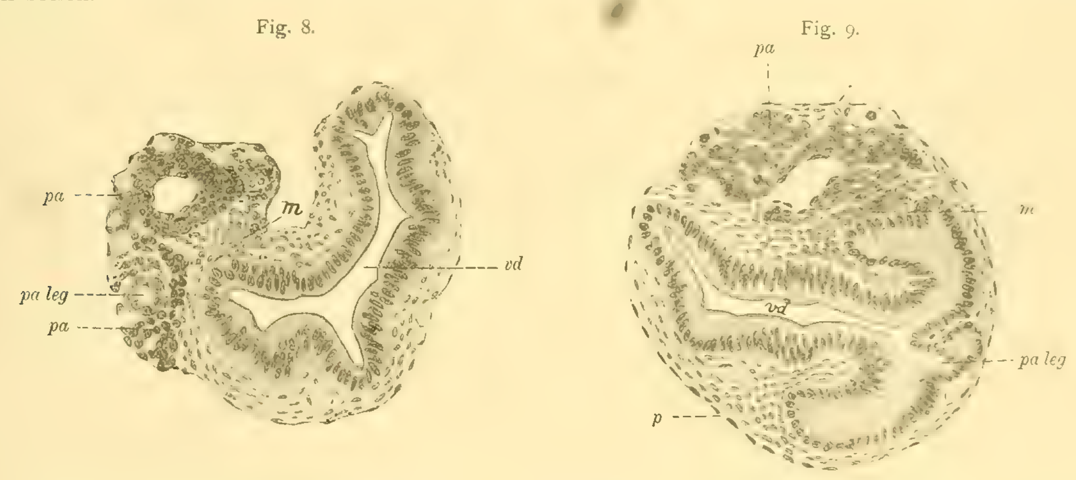


Fig. 8. Querschnitt durch den Vorderdarm von *Ceratodus*, Stadium $46^1/_2$, Ebene *c* der Fig. 5 Taf. XXXVI. *m* Milz, *pa* Pankreas, *pa leg* Pankreaslebergang, *vd* Vorderdarm. (Caudalansicht.)

Fig. 9. Querschnitt durch dasselbe Stadium wie Textfig. 8 in der Ebene *d*.

Verfolgt man die Serie weiter, bis zu der durch den Buchstaben *d* Fig. 5, Taf. XXXVI, gekennzeichneten Ebene (Textfig. 9), auf so hat das Epithelrohr des Darmes (*vd*) eine Achtelsdrehung ausgeführt, so dass das Lumen desselben in seiner grössten Ausdehnung der Quere nach eingestellt ist. Nach rechts gabelt sich der Darm in 3 Gänge: je einer wendet sich dorsal und ventral, ein dritter (*pa leg*) bildet die directe Fortsetzung des quergestellten Hauptabschnittes (*vd*). Dadurch hat hier der Darm auf dem Querschnitt die Form eines liegenden ⊣. Verfolgt man die Serie oralwärts, so zeigt sich, dass der Abschnitt (*pa leg*) sich mehr und mehr vom Darme abschnürt und schliesslich in den isolirt gelegenen Pankreas-Lebergang (*pa leg*), wie ihn Textfig. 8 zeigt, übergeht. Es ist also in der auf Textfig. 9 abgebildeten Stelle bei *pa leg* die Einmündungsstelle des Pankreas-Leberganges in den Darm wiedergegeben, und damit die Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm. Von Bedeutung ist die Lage der Einmündungsstelle in diesem Stadium, und zwar links etwas ventral. Das zeigt auch die Fig. 6, Taf. XXXVI, wo das Modell des Darmes

von der Ventralseite her gesehen abgebildet ist. Das innerhalb der Peritonealhülle (Textfig. 9, *p*) gelegene Darmrohr wird rings von meist locker gelagerten, lymphoiden Zellen umgeben; nur an einer Stelle (*m*) sind dieselben sehr dicht gelagert und setzen sich oralwärts in den bereits bei Textfig. 8 beschriebenen und als Milzanlage gedeuteten Zellcomplex (*m*) fort. Im oberen Theil des Schnittes (Textfig. 9) sieht man zahlreiche, gangförmig angeordnete Epithelgänge (*pa*), die, in allen Richtungen getroffen, ein Bild des Pankreas im caudalen Abschnitt wiedergeben.

Von der Einmündungsstelle des Pankreas-Leberganges in den Darm beginnt der Mitteldarm und damit der am stärksten gedrehte Abschnitt dieses Stadiums. Das zeigen die beiden Figg. 5 und 6 (*md*), Taf. XXXVI, und Querschnitte durch dieselben.

Das epitheliale Darmrohr, das in diesen Modellen ohne Peritonealhülle abgebildet ist, dreht sich auch hier im Sinne einer rechtsgewundenen Schraube. Die Anzahl der Windungen beträgt in dieser Entwickelungsperiode meist 4, und zwar sind die oralwärts gelegenen immer mehr in die Länge gezogen als die caudalen (rechts in der Figur). Am weitesten gestreckt erscheint die erste Tour des Mitteldarmes, die in ihrer ganzen Ausdehnung fast ebenso lang ist wie die 3 übrigen zusammen. Es ist das eine auffallende und bedeutungsvolle Uebereinstimmung mit den Verhältnissen, wie sie durch Rückert (5) bei Selachiern festgestellt wurden.

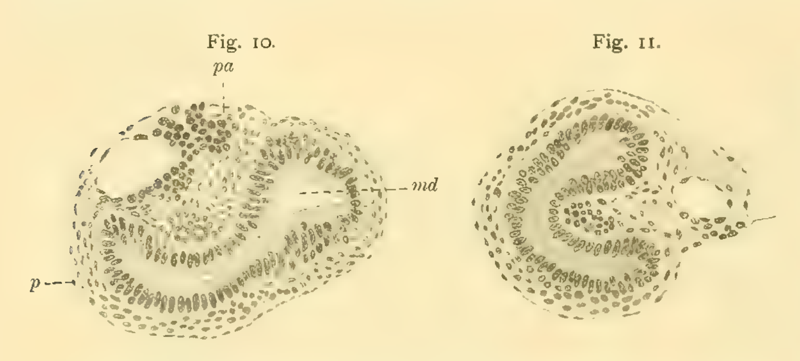


Fig. 10. Querschnitt durch den Mitteldarm von Stadium 46½ in der Ebene *e* der Figg. 5 und 6, Taf. XXXVI. *md* Mitteldarm, *m* Milz, *p* Peritoneum.
Fig. 11. Querschnitt durch Stadium 46½ in der Ebene *md*.

Querschnittsbilder (Textfig. 10 und 11) mögen die speciellen Verhältnisse in diesem Abschnitt ergänzen. Dieselben sind durch die mit *e* und *f* bezeichneten Ebenen der Figg. 5 und 6, Taf. XXXVI, gelegt und zeigen den Unterschied der verschieden starken Drehung auf das deutlichste.

Während das in Textfig. 10 noch quergestellte epitheliale Darmrohr (*md*) nur leicht in dorsoventraler Richtung gekrümmt ist, weist der Darm in der Querschnittsebene (*f*) eine einem Halbkreise nahe kommende Krümmung mit sehr kleinem Radius auf (Textfig. 11). Auf der ganzen Strecke *e* bis *md* (Taf. XXXVI Fig. 5) beträgt die Drehung, die das Darmrohr von links nach rechts beschreibt, nicht ganz 180°, d. h. nicht eine halbe Tour. Aber schon hinter der Ebene *md* und von hier weiter tritt der intensiv gewundene Abschnitt des Mitteldarmes auf, so dass z. B. in der Querebene *f* der grösste Querdurchmesser des Darmes sich wieder in die Horizontalebene eingestellt hat, d. h. der Darm hat auf der Strecke von *md* bis *f* sich um weitere 90° gedreht.

Auch in diesem Abschnitt liegt das epitheliale Darmrohr von lymphoiden Zellen umschlossen im Peritonealschlauch, und es mag darauf hingewiesen sein, dass gerade an der concaven Seite des Darmrohres wie in einer Rinne die Lymphocyten in dichten Haufen angeordnet liegen. Aber diese Einbuchtung ist nicht direct vergleichbar mit jener von Rabl (9) und Rückert (5) beschriebenen und als Längsrinne oder seitliche Einfaltung bezeichneten Bildung, wie sie bei Selachiern vorkommt. Nach Rückert (5) ist die Längsrinne eine seitliche Einbuchtung des noch gestreckt verlaufenden Schlauches, die gesteigert zu einer förmlichen Einrollung führt. Die Längsrinne ist nach seinen Untersuchungen völlig unabhängig von der Drehung entstanden, und aus ihr leitet sich durch Verstärkung der rinnenartigen Einbiegung eine besondere Form des Spiraldarmes ab, der sog. „gerollte Spiraldarm“.

Der in Textfig. 11 abgebildete Querschnitt des Mitteldarmes erscheint nun in der That rinnenartig zusammengebogen und es fragt sich: ist diese Einbuchtung thatsächlich vorhanden oder nur vorgetäuscht? Die richtige Deutung dieses Bildes hat Rückert (5) gegeben. Die von ihm in den Textfigg. 12—14 und 17—20 abgebildeten Schnitte „sind wohl in der Querebene des Rumpfes und des ganzen Spiraldarmes geführt, das Epithelrohr aber treffen sie nicht der Quere nach, sondern in einer schrägen Richtung[1]), welche sich um so mehr der longitudinalen nähert, je enger gezogen die Spirale des Rohres ist." Und ein in der Höhe *f* der Fig. 5, Taf. XXXVI, durch den Mitteldarm wirklich quer geführter Schnitt zeigt keine Spur einer Einbuchtung, sondern, wie die beistehende Contourzeichnung Textfig. 12 ergiebt, die Form einer kurzen Spindel mit abgeflachter, ja sogar ausgebuchteter Wand. Ich füge bei, dass an einigen Stellen des Mitteldarmes in diesem Stadium der Spiraldarm bei *Ceratodus* wirklich Einbuchtungen zeigt, aber diese Bildungen sind in Genese und Bedeutung vollkommen verschieden von der Längsfalte des Selachierspiraldarmes, denn bei *Ceratodus* existirt a priori keine Längsfalte, und die rinnenförmige Einbiegung am Selachierdarm verstreicht wieder in „Folge der fortschreitenden spiraligen Aufwindung des Rohres durch die Drehung" (Rückert, 5). In Textfig. 13 gebe ich noch einen Querschnitt durch den Enddarm des Modelles 5 durch die Ebene *g*, also etwa in der Mitte durch diesen Darmtheil gelegt.

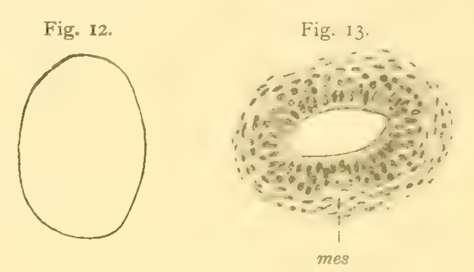


Fig. 12. Querschnitt des Darmes (Aussencontour) senkrecht auf die Lichtungsaxe des Stadiums $46\frac{1}{2}$.

Fig. 13. Querschnitt durch den Darm von Stadium $46\frac{1}{2}$ in der Ebene *g* der Fig. 5, Taf. XXXVI. *mes* Mesoderm.

Darmrohr und Darmlumen zeigen hier eine spindelförmige Form, die grösste Queraxe ist von oben links nach unten rechts eingestellt. Das Epithel ist mehrschichtig; die dem Lumen zugekehrten Zellen sind hoch, cylindrisch, mit spindelförmigen Kernen, untermengt mit wenigen Becherzellen. Die darunterliegenden Zellen zeigen mehr cubische Form mit runden Kernen. Die obersten Zellen tragen an ihrem freien Rande einen deutlichen Cuticularsaum. Das ganze Epithelrohr wird von circulär angeordneten, mesodermalen Zellen (*mes*) umschlossen. Weiter caudal ändert sich die Stellung des Darmes in der Weise, dass die grössere Queraxe sich von links nach rechts im Sinne der Uhrzeigerbewegung um etwa 45^{0} dreht. Es führt also der Darm auch in seinem Endabschnitt eine, wenn auch geringe, Drehung aus, die wenig mehr als eine Achtelsdrehung in der Richtung einer nach rechts gedrehten Schraube beträgt. Es beschreibt demnach in diesem Stadium der Darm vom Oesophagus bis zum After im Ganzen $5\frac{1}{4}$ Touren.

Aber die Anzahl der Windungen ist für gleichaltrige Stadien nicht constant und kann an Zahl bei älteren Embryonen jüngeren gegenüber sogar zurückbleiben. Das zeigt auch der älteste mir zur Verfügung stehende Embryo aus Semon's Material, der als Stadium 48 bezeichnet ist.

Ich habe von dem Darmkanale dieses Embryos sowie von dessen Anhangsorganen zwei Modelle angefertigt, die in den Figg. 8, 9 und 10, Taf. XXXVI, in verschiedenen Ansichten wiedergegeben sind. Auch hier wurde, wie beim vorhergehenden Stadium, das Epithelrohr modellirt. Bei einem Vergleiche der beiden Figg. 5 und 8, Taf. XXXVI, fällt an letzterer die bedeutende Dickenzunahme des Darmes in allen Querdurchmessern in die Augen, während in Bezug auf das Längenwachsthum keine oder nur eine geringe Zunahme eingetreten ist. Diese Erscheinung erklärt sich aus den nunmehr veränderten Lebensbedingungen des Embryos.

Bis zum Stadium 48 konnte der Embryo durch die Resorption des Dotters von seinem eigenen

1) Im Orginale nicht gesperrt.

Materiale leben. Der Darm hatte keine andere Aufgabe zu erfüllen, als das in Lösung kommende Dottermaterial zu resorbiren. Eine Aufnahme von Nahrungsstoffen von aussen war nicht nothwendig, ja sogar unmöglich, da, wie wir gesehen haben, ein zeitweiliger Verschluss im Bereiche des Vorderdarmes existirte. Vom Stadium $46^1/_2$ ab war diese temporäre Verlegung des Darmlumens wieder aufgehoben und zugleich die Resorption des Dotters abgeschlossen. Damit war einerseits die Möglichkeit, andererseits die Nothwendigkeit einer neuen Art von Darmfunction gegeben.

So sehen wir denn in der Folge die Ernährung des Körpers von aussen her sich einleiten und von nun ab das Darmlumen namentlich mit Pflanzenresten erfüllt. Die directe Folge dieser Thatsachen ist eine compensatorische Erweiterung des Darmkanales, die im Verlaufe der Entwickelung zu jener äusseren Configuration des Darmes führt, wie sie in den Figg. 8 und 9, Taf. XXXVI, des Stadiums 48 vor Augen tritt. Auch hier findet sich dieselbe Gliederung des Darmes wieder, wie ich sie im Stadium $46^1/_2$ beschrieben habe: es lassen sich Vorder-, Mittel- und Enddarm unterscheiden, und die Marken für die Begrenzung dieser Abschnitte sind dieselben wie früher. Die Grenze von Vorder- und Mitteldarm ist durch die Einmündungsstelle des Pankreas-Leberganges (*leg* und *m leg* Taf. XXXVI, Fig. 8 und 9) gegeben. Weniger präcise ist auch hier die Sonderung zwischen Mittel- und Enddarm. Hier bildet das Ende der Darmspirale die Scheidegrenze, die in Folge der verschieden grossen Anzahl der Darmwindungen, ihres mehr oder minder gestreckten Verlaufes, sowie ihres allmählichen Auslaufens keine scharfe sein kann.

Ich wende mich zur Beschreibung der beiden Modelle 8 und 9 der Taf. XXXVI, von denen das erstere den Darm von der Ventralseite, das letztere von der Dorsalseite gesehen wiedergiebt. In Fig. 8, Taf. XXXVI, ist die Leber-Pankreasanlage nicht eingezeichnet, wohl aber das Endstück des Leber-Pankreasganges (*leg*). Dadurch war es möglich, Lage und Beziehung der Lungenanlage (*lg*) zum Darm anschaulich zu machen.

Der Vorderdarm verjüngt sich in seinem oralen Theil und nimmt hier im Querschnitt eiförmige Form an; weiter caudalwärts verbreitert er sich mehr und mehr und beginnt sich in der Richtung von links nach rechts zu drehen in der Weise, dass derselbe bis zur Stelle der Einmündung des Leber-Pankreasganges eine Viertel-Spiraltour ausgeführt hat. Die Wandung des Vorderdarmbodens ist glatt, wenig dorsalconvex gekrümmt; am Dach entlang verlaufen mehrere, gegen das Lumen vorspringende und auch aussen am Epithelrohr sichtbare, niedere Falten. Unmittelbar hinter der Kiemenregion, etwas rechts von der Mittelebene, nimmt die Lungenanlage ihren Ursprung (*lg* Taf. XXXVI, Fig. 8). Ihre Entwickelung wird auf p. 72 (404) eingehend geschildert werden, ebenso sollen in einem speciellen Abschnitt die Untersuchungen über Pankreas, Leber und Milz, sowie das Verhalten des Leber-Pankreasganges mitgetheilt werden. Ich schliesse hier an die Beschreibung des Vorderdarmes diejenige des Mitteldarmes (*md* Taf. XXXVI, Fig. 8 und 9) an. Dieser Darmabschnitt bildet den grössten Theil des ganzen Darmtractus: in seiner Längenausdehnung beträgt er mehr als ein Drittel der ganzen Darmlänge, von der Kiemenregion an gerechnet bis zum After. Die transversalen Darmdurchmesser sind hier an allen Stellen grösser als in der Region des Vorder- und Enddarmes. Dadurch ist selbstverständlich eine bedeutend grössere Flächenausdehnung der Mitteldarmwand bedingt, die durch die spiralige Anlage dieses Darmtheiles, sowie das Auftreten sekundärer Bildungen, z. B. von Falten, eine weitere Steigerung erfährt.

Ich habe bereits oben [p. 61 (393)] darauf hingewiesen, dass die Anzahl der Darmwindungen für Embryonen ein und desselben Entwickelungsstadiums eine sehr verschiedene sein kann, und ein Vergleich der Serien mit specieller Rücksicht hierauf zeigt, dass sogar ausgewachsene Thiere im Vergleich mit Embryonen eine geringere Zahl Touren aufweisen können.

Das sind Verhältnisse, die auch von H. Ayers (10) für vollkommen entwickelte Thiere bestätigt

wurden. Nach seinen Angaben finden sich in der Spiralklappe 5—9 Windungen. Davon abweichend erscheinen die diesbezüglichen Angaben von A. GÜNTHER (11), der findet, dass „the intestine is traversed throughout by a spiral valve, which performs nine gyrations".

Die von mir selbst daraufhin untersuchten Darmtractus von 3 ausgewachsenen Thieren, die ich ebenfalls der Güte des Herrn Professor SEMON verdanke, zeigten in dem einen Fall 5, in dem anderen $7^1/_2$ und 9 Touren, und zwar constant von links nach rechts gedreht.

In dem in den Figg. 8 und 9, Taf. XXXVI, abgebildeten Stadium 48 lassen sich mit Einschluss der Vorderdarmdrehung 4 Touren zählen, bei einem anderen ebenfalls reconstruirten, gleich alten Stadium sind es $5^1/_4$ Windungen.

Von meinen Beobachtungen weichen die von R. SEMON (1) in den beiden Textfig. K und L p. 10 der Normentafel gegebenen Abbildungen in einiger Hinsicht ab. In der Textfig. K ist das Totalpräparat des Darmtractus im Stadium 47 gezeichnet. Es finden sich da 8 Touren, die in der Richtung einer von rechts nach links verlaufenden Schraube verlaufen. In dem älteren in Textfig. L abgebildeten Stadium 48 ist, soweit aus der Figur ersehen werden kann, eine weitere halbe Tour hinzugetreten und die Verlaufsrichtung der Windungen ebenfalls von rechts nach links. Die beiden Figuren sind nach mündlicher Mittheilung von H. Prof. SEMON im Spiegelbilde nach Aufsichtspräparaten wiedergegeben und die jeweils nach unten, d. h. ventral ziehende Hälfte der Spiraltouren als im durchscheinenden Bilde gesehen eingetragen. Dadurch erklärt sich einerseits die Umkehr der Spiraltourrichtung von rechts nach links, anstatt von links nach rechts, andererseits erscheint die Zahl der Windungen um das Doppelte vermehrt. Sie beträgt also in Wirklichkeit im vorliegenden Falle nur die Hälfte, somit 4 resp. circa $4^1/_2$ Touren.

Vergleicht man den Spiraldarm dieser älteren *Ceratodus*-Stadien mit dem in Modell C von RÜCKERT (5) abgebildeten Spiraldarm eines *Pristiurus*-Embryos von 28 mm Körperlänge, so findet man bei Ceratodus die Anordnung der Touren nicht so regulär in Spiralen gedreht wie dort. Bei *Pristiurus* folgen sich dieselben in regelmässiger Folge und nehmen nur in oraler Richtung ganz allmählich an Höhe zu. Die vorderste Tour ist unter Bildung einer halben Windung am meisten in die Länge gezogen.

Betrachtet man das von der Ventralseite wiedergegebene Darmmodell des *Ceratodus* (Taf. XXXVI, Fig. 8), so erkennt man, dass die erste Spiraltour etwas höher als die zweite ist, und umgekehrt erscheinen die Verhältnisse im dorsalen Gebiet (Taf. XXXVI, Fig. 9). Aber diese Differenz der Höhen der Spiraltouren ist nur eine s c h e i n b a r e und durch die verschiedene Breite des regelmässig gedrehten Abschnittes bedingt. Es ist diese Erscheinung der Ausdruck eines zu dieser Zeit neu aufgetretenen Entwickelungsprocesses.

Mit dem Beginn der Nahrungsaufnahme von aussen nimmt, wie oben ausgeführt wurde, der Querschnitt des Darmes zu, und zwar vergrössert sich derselbe um das 2—3-fache. Diese Dickenzunahme des Darmes beruht aber nicht auf einer passiven Ausdehnung des Rohres allein durch die Darmcontenta, dazu tritt noch eine active Erweiterung desselben, die ja wohl primär durch ersteren Factor mitveranlasst sein mag.

Es zeigen sich nämlich auf Querschnittsbildern durch den Mitteldarm des Stadiums 48 an den Ebenen x der Figg. 8 und 9, Taf. XXXVI, faltenförmige Aus- resp. Einstülpungen der Darmwand, Verhältnisse, die in den Textfigg. 14 und 15 an den Stellen r und r_1 wiedergegeben sind. Die so sich präsentirenden Falten entsprechen Quer- resp. Schiefschnitten durch die um den Darm spiralig ziehende Falte x der Figg. 8 und 9, Taf. XXXVI. Die in Textfig. 15 mit f bezeichnete Einstülpung ist natürlich aussen am Modelle ebensowenig zu sehen wie f und f_1 in Textfig. 14. Sie werden beide von der darüber hinziehenden Falte r, in Textfig. 14 von der Doppelfalte r, r_1 verdeckt. Verfolgt man die ganze Querschnitt-

serie, so fällt sofort auf, dass sich am freien Rand der spiralig verlaufenden Darmfalte *x* (Tafelfigg. 8 und 9, r und r_1 der Textfigg. 14 und 15) eine relativ grosse Anzahl von Kerntheilungsfiguren findet. Das lässt den sicheren Schluss zu, dass gerade an der Kuppe der Falten ein sehr intensives Wachsthum statthaben muss.

Da der Grössenzunahme des Darmes in transversaler Richtung bei ihrem verhältnissmässig raschen Wachsthum ein passiver Widerstand in dem der Darmwand eng anliegenden Peritonealschlauche und der Körperwand entgegen steht, so muss es, wenn anders eine Oberflächenvergrösserung der Darmwand erfolgen soll, zu einer gewissen Zeit zu einer Faltenbildung kommen. Daraus und aus dem activen Wachstum der Darmwand in transversaler Richtung erklären sich die Bilder, die in den Textfigg. 14 und 15 wiedergegeben sind, und die in einer gegenseitigen Ueber- und Unterschiebung der Darmwand bestehen, die ich in diesem Falle nach dem Vorgange Rückert's (5) in modificiertem Sinne als Einrollung bezeichnen will. Damit hat Rückert einen ganz bestimmten und von ihm genau präcisirten Entwickelungsvorgang am Selachierdarm gekennzeichnet. Er versteht darunter „eine seitliche Einbiegung des noch

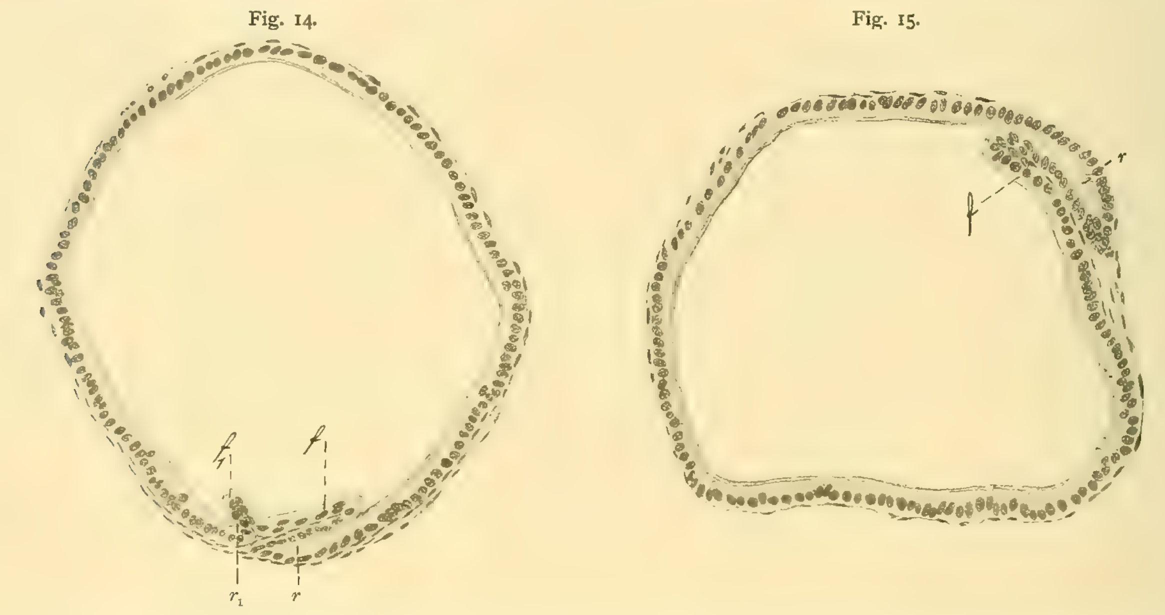


Fig. 14. Querschnitt durch den Darm von *Ceratodus* im Stadium 48 durch die Ebene *x* der Fig. 8, Taf. XXXVI. f und f_1 innere, r und r_1 äussere übergreifende Falten.

Fig. 15. Querschnitt durch den Darm von *Ceratodus* im Stadium 48 durch die Ebene *x* der Fig. 9, Taf. XXXVI. f innere, r äussere übergreifende Falte.

gestreckt verlaufenden Schlauches zu einer Längsrinne, welcher Process sich zu einer förmlichen Einrollung steigern kann“. Den durch Einrollung entstandenen Abschnitt des Selachierdarmes bezeichnet nun Rückert als Rollspirale zum Unterschied von der „Drehspirale“, d. h. dem durch Drehung entstandenen Darm. Drehung und Rollung kommen zu gewisser Zeit nicht an ein und demselben Abschnitt des Selachierdarmes vor, diese verliert sich vielmehr, wie oben bereits erwähnt, an derjenigen Stelle, wo die Drehung beginnt. Damit ist klar der Anschauung Rückert's über diesen Vorgang bei Selachiern Ausdruck gegeben.

Ich habe nun die Bezeichnung Rollung für eine Etappe der Entwickelung des *Ceratodus*-Spiraldarmes entlehnt, die sich im Wesentlichen als ein Auswachsen der freien Ränder der Darmspirale charakterisirt und kurz vor Stadium 48 einsetzt. Damit muss aber keine weitere Drehung des Spiraldarmes verbunden sein: die Anzahl der Spiraltouren kann von diesem Zeitpunkt an constant bleiben, und ihre weitere Zu-

nahme ist sogar von jetzt ab sehr beschränkt. Dieser als Einrollung des *Ceratodus*-Darmes bezeichnete Process ist weiter nichts als eine Vergrösserung der Gesammtdarmoberfläche, die aber bei dem beschränkten Raume innerhalb der Leibeshöhle nicht mehr in Form einer einfachen Verbreiterung des Querdurchmessers, sondern auf dem Wege der Faltung erfolgt. Denkt man sich das Epithelrohr in verschiedenen Entwickelungsstadien aufgeschnitten und flach ausgebreitet, so träte dem Gesagten zu Folge keine wesentliche Verlängerung, wohl aber eine gradatim zunehmende Vergrösserung des transversalen Durchmessers der Darmoberfläche in Erscheinung.

Verfolgt man die in Fig. 9, Taf. XXXVI, mit x bezeichnete Falte weiter caudalwärts, so sieht man dieselbe unter allmählicher Höhenabnahme in einer weithin gezogenen Tour sich verlieren. Damit ist ein wesentlicher Unterschied zwischen dem embryonalen Selachierdarm einerseits und dem *Ceratodus*-Spiraldarm andererseits gegeben. Denn nach der Beschreibung und Abbildung, die Rückert (5) von einem 28 mm langen *Pristiurus*-Embryo (Fig. C) giebt, beschreibt der Darm dieses Embryos $7^1/_2$ Touren, und die 7 hinteren verlaufen ziemlich in der gleichen Richtung, eine Verlängerung der letzten findet sich nicht, wohl aber ist die vorderste halbe Windung mehr in die Länge gezogen.

Es fehlt mir von dem oben beschriebenen *Ceratodus*-Stadium 48 ab weiteres Material, und es besteht also von hier ab bis zu dem ausgebildeten Darm des *Ceratodus* eine Lücke. Ein Vergleich des ältesten Embryonalstadiums mit dem ausgebildeten *Ceratodus*-Darm ergiebt aber, dass mit jenem letzten Embryonalstadium die definitive Form in der Hauptsache erreicht ist.

Ich gebe im Folgenden unter Berücksichtigung der von A. Günther (11) gegebenen Beschreibung des Spiraldarmes von *Ceratodus* eine kurze Darstellung der einschlägigen Verhältnisse an der Hand des mir zu Gebote stehenden Materials ausgewachsener Thiere.

Eröffnet man die Bauchhöhle eines ausgewachsenen *Ceratodus* durch einen etwas lateral von der Medianlinie geführten Sagittalschnitt, so sieht man an Alkoholpräparaten den immer strotzend gefüllten Darm im vorderen Abschnitt schwarzbraun, im hinteren dunkelblau gefärbt. Der ganze Darmkanal hat die Form einer Spindel mit vorn abgestumpften, hinten spitz auslaufendem Pol, d. h. er verjüngt sich in orocaudaler Richtung. An seiner Ventralseite, etwa der Mediane entlang, entspringt ein ventrales, etwa 1 cm hohes Mesenterialblatt; doch fixirt dasselbe den Darm an die Bauchwand nicht in Form einer continuirlichen Lamelle, sondern an zwei Stellen zeigen sich Lücken: eine grössere orale etwa in der Gegend hinter dem Magen, und eine kleinere, caudale, unmittelbar vor dem After.

Ich gebe zum Vergleiche die von A. Günther (11) mitgetheilten Beobachtungen wieder, die gerade in Bezug auf letzteren Punkt von den meinen abweichen: „This large intestinal sac is fixed by a ligament . . . to the ventral surface of the cavity; this very peculiar ligament commences from the first turn of the spiral valve and is continued to the end of the intestine, fixing it, not exactly along the median line of the abdomen, but somewhat to the right hand of it. It is a very strong ligament and, behind, firm like a tendon; there is a slit in it . . ., on the level of the pelvis[1]), allowing of communication between the two sides of the abdominal cavity. The ventral portion of the upper part of the intestine is without mesenteric ligament."

Das ventrale Mesenterium ist eine ziemlich starke, am conservirten Objecte undurchsichtige Lamelle; das dorsale Mesenterium ist kurz und derb, der Darm liegt hier der Wirbelsäule dicht an. Bei eröffneter Bauchhöhle zeigt sich aussen am Darm die spiralige Drehung nur schwach angedeutet. Entfernt man aber das viscerale Peritoneum, so lässt sich die Anzahl der Touren des Mitteldarmes genau feststellen. Dieselbe

1) Im Orginal nicht gesperrt gedruckt.

schwankt, wie bereits oben angegeben, von 5—9, und kann ich demnach A. GÜNTHER's Angaben nicht als für alle Fälle zutreffend bestätigen. Seine Beschreibung besagt: „The intestine is traversed throughout by a spiral valve, which performs nine gyrations[1]). The extent of the intestine traversed by the first turn is the greatest, measuring about 4 inches; the second is much shorter, and the following are of nearly the same length as the second; the last two or three are again lengthened[1]). The valve retains its spiral course nearly to its end, which is close to the vent."

Von besonderem Interesse ist die hier auch von A. GÜNTHER hervorgehobene Beobachtung über das Verhalten der 2 oder 3 letzten Spiraltouren, die im Vergleich mit den unmittelbar davor liegenden mehr in die Länge gezogen sind, und zwar ist es gerade die letzte, wie ich hervorhob, die, weit ausgezogen, das Ende des Mitteldarmes bezeichnet. Durch dieses Verhalten der Endspiralen ist dem *Ceratodus*-Darm ein charakteristisches Merkmal aufgeprägt, das ihn selbst von einer nahe verwandten Gruppe, von *Lepidosiren*, unterscheiden lässt.

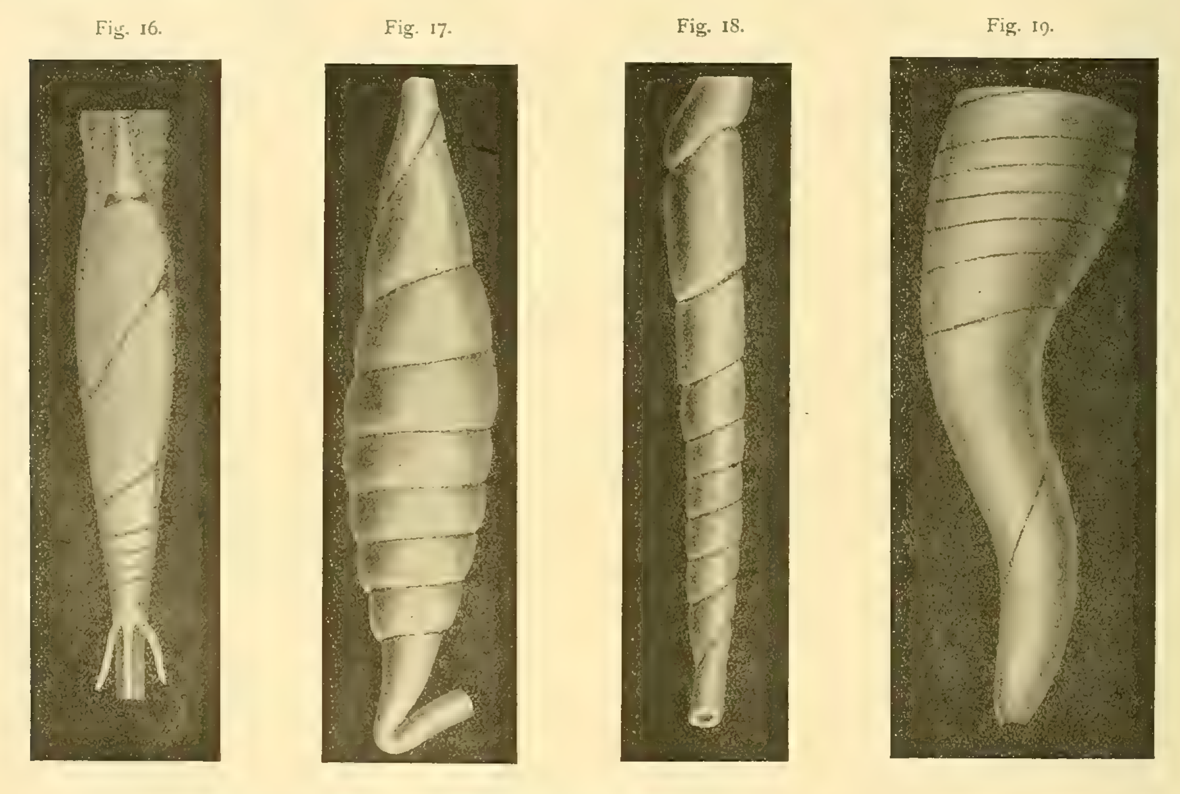


Fig. 16. Darmkanal von *Lepidosiren paradoxa* nach J. G. KERR
Fig. 17. Spiraldarm eines *Acanthias*; älterer nicht ausgewachsener Embryo.
Fig. 18. Spiraldarm von *Ceratodus* im Stadium 48, Totalpräparat.
Fig. 19. Spiraldarm von *Ceratodus*, ausgewachsenes Thier, Totalpräparat.

Am Spiraldarm von Lepidosiren beschreibt H. AYERS (10) 5—9 Windungen, von denen die erste die grösste ist, während die nach hinten folgenden immer kleiner werden. Wie eine Abbildung von J. G. KERR (12) eines eben ausgeschlüpften Embryos von *Lepidosiren* (Textfig. 16) erkennen lässt, beschreibt hier der Mitteldarm circa $5^1/_2$ Umdrehungen, die in orocaudaler Richtung schmäler und kürzer werden, also Zustände aufweisen, wie sie sich in ähnlicher Weise, jedoch bei vermehrter Tourenzahl, auch bei Selachiern

1) Im Orginal nicht gesperrt gedruckt.

finden. Und doch bestehen Merkmale, die auch diesen Darm von ähnlichen Bildungen bei anderen Thierklassen charakterisiren.

Ich gebe in den 3 folgenden Textfigg. 17, 18 und 19 Abbildungen von 3 weiteren verschiedenen Spiraldärmen. Textfig. 16 zeigt den spät-embryonalen Darm von *Lepidosiren* nach einer Abbildung von J. G. KERR, Textfig. 17 den ausgebildeten Darm eines Selachiers, und zwar von *Acanthias* nach einem Totalpräparat, Textfig. 18 den Spiraldarm von *Ceratodus Forsteri* im Stadium 48 und die Textfig. 19 den Darm von *Ceratodus*, aber im ausgewachsenen Zustand; die beiden letzten Figuren sind ebenfalls nach Totalpräparaten entworfen.

Die Unterschiede sind in die Augen fallend.

Das Charakteristische des *Lepidosiren*-Darmes wurde oben schon hervorgehoben, auch auf die Eigenthümlichkeiten des Selachierdarmes wurde bereits hingewiesen. Hier sei nur betont, dass die vorderste der Touren (in den vier Abbildungen ist oben das orale, unten das caudale Ende) lang ausgezogen ist, während die folgenden in gleich quergestellter Richtung bis ans Ende verlaufen. Nur die zweite und ganz wenig die dritte Tour zeigen noch nicht die freien Ränder parallel, die Touren sind auf der einen Seite (rechts in der Figur) etwas höher. Fast dasselbe Bild zeigt der von RÜCKERT (5) in der Fig. C wiedergegebene embryonale Darm eines *Pristiurus*-Embryos von 28 mm Körperlänge. In wesentlichen Punkten abweichend von dem Selachierdarm ist der Mitteldarm von *Ceratodus Forsteri* sowohl im embryonalen, wie die Textfig. 18 ihn zeigt, und im ausgewachsenen Zustande (Textfig. 19).

Beide Abbildungen lassen sofort denselben Grundtypus erkennen, wenn auch hier oder dort die charakteristischen Formeigenthümlichkeiten mehr minder prägnant erscheinen; sie wurden im Verlaufe der Ausbildung entweder durch secundäre Bildungen — Ueberlagerung — verwischt oder haben eine excessivere Weiterentwickelung erfahren. So zeigen beide Formen die orale Tour höher, d. h. weiter ausgezogen, und am embryonalen Darm (Textfig. 18) ist auch die zweite und dritte noch länger als die folgenden. Das sind fast querverlaufende Touren, also mit anderen Worten sehr stark gedrehte, und beginnen in beiden Fällen mit der vorletzten Tour wieder eine grössere Ausdehnung zu zeigen, die dann, in die letzte übergehend, in der charakteristischen Weise langgezogen endet.

Es lassen sich nun mit Rücksicht auf den Verlauf der Windungen zwei Typen des Spiraldarmes unterscheiden.

Die eine Form findet sich bei Selachiern und *Lepidosiren*. Ihr kommen eine oder mehrere langausgezogene orale, aber kurze caudale Touren zu.

Eine zweite Art ist die von *Ceratodus*, wo sowohl die oralen wie caudalen Windungen in die Länge gezogen sind.

Allen Arten gemeinsam sind die langgezogenen oralen Touren, und bei beiden Arten ist die Spirale im Sinne einer von links nach rechts gewundenen Schraube gedreht.

Zum Typus 1 zählt auch der Darm von *Protopterus annectens*. Darüber liegt auch eine von BASHFORD DEAN am lebenden Thiere gemachte Beobachtung vor, die auf die interessante Thatsache hinweist, dass die frischen Excremente dieses Lungenfisches in exacter Weise die Form des Darmes aufgeprägt zeigen. Ihre Form ist spindelförmig und auf ihrer Aussenseite zeigt sich der Abdruck einer von links nach rechts gedrehten Schraubentour. Soweit aus den von BASHFORD DEAN gegebenen Figuren ersichtlich ist, führt der Darm 3—4 Windungen aus, die in orocaudaler Richtung an Höhe abnehmen (Textfig. 20), so dass die vorderste Tour die längste, die hinterste die kürzeste Strecke der Darmlänge einnimmt. Es gehört demnach der *Protopterus*-Darm zu einem Typus, wie ihn Selachier und *Lepidosiren* besitzen.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass ausser bei den oben angeführten Thiergruppen eine sog.

Spiralklappe noch bei den Ganoiden, besonders bei den Stören, bei *Polypterus*, *Amia* und *Lepidosteus* vorkommt. Der Spiraldarm dieser Formen hat ein charakteristisches Merkmal: unmittelbar hinter dem Pylorus liegt eine mehr oder minder grosse, klappenfreie Strecke des Mitteldarmes. Bei *Acipenser* und *Amia* bildet der Mitteldarm in seinem vorderen Abschnitt eine Schlinge, an seinem caudalen Ende sind noch 3 Windungen vorhanden. Es ist also hier die Spiralfalte im oralen Mitteldarmabschnitt verschwunden, und an ihre Stelle ist eine andere Einrichtung getreten, die Darmoberfläche zu vergrössern: die Schlingenbildung. Zugleich mit dem Zurückweichen der Spiralfalte aus dem oralen in den caudalen Theil geht eine Verlängerung des klappenfreien Bezirkes einher. Daraus schliesst GEGENBAUR (14): „mit der Zunahme der Darmlänge muss die ursprüngliche Bedeutung der Falte verloren gehen. Diese Zunahme ist bei *Amia* und *Lepidosteus* erfolgt, bei denen nur die letzten Windungen der Klappe sich erhalten."

Demnach würde der primitive Typus des Spiraldarmes derjenige sein, welcher, wie z. B. von *Ceratodus Forsteri,* im vorderen Bereich des Mitteldarmes die Spiralklappe zeigt; den phylogenetisch jüngeren besässen dann einige Selachier, sowie *Lepidosiren*, wo, die Hauptzahl der Spiraltouren an das Ende des Darmes verschoben ist, die oral in langgezogene Windungen übergehen. Eine Mittelstellung käme dem Spiraldarm einiger Selachier zu, wie z. B. *Acanthias vulg.*, wo die Spiralfalte unmittelbar hinter dem Pylorus beginnt und sich bis zum Enddarm erstreckt, während bei anderen Haien, z. B. *Galeus canis*, bereits eine klappenfreie Zone, die Bursa Entiana, eingeschoben ist. Der höchstorganisirte Darm wäre dann der einiger anderer Haie und der Rochen, wo nach einem längeren, klappenlosen Mitteldarm die Spiralfalte nach dem Ende verschoben ist.



Fig. 20. Faeces von *Protopterus annectens* nach BASHFORD DEAN (13).

Es ergiebt sich hieraus wohl so viel, dass das Auftreten der Schlingenbildung im Darmkanal eine secundäre Erscheinung ist, die zu immer grösserer Ausbildung gelangt, je höher das Individuum in der Wirbelthierreihe steht, und dass Hand in Hand mit ihr eine Reduction des Spiraldarmes zu beobachten ist. Schwierig ist die Entscheidung zu treffen, ob sich phylogenetisch der spiralig gedrehte Darm aus dem einfach gerollten Darm im Sinne RÜCKERT's (5) ableitet oder ob beide Formen als von einander unabhängige Entwickelungsstufen a priori in Erscheinung getreten sind. Für letztere Annahme sprächen neben ontogenetischen Thatsachen auch phylogenetische Erwägungen.

Nach den Untersuchungen RÜCKERT's (5) ist die von C. RABL (9) geäusserte Anschauung, dass die Anlage der Selachierspiralklappe — bei *Pristiurus* — „zunächst unter dem Bilde einer Längsfalte in die Erscheinung" (C. RABL, l. c.) tritt, in dem Sinne einzuschränken, dass die „Längsfalte mit Ausnahme ihres vordersten Endes sich . . . nicht in die Spiralfalte umwandelt, sondern die Spiralklappe, immer mit Ausnahme des genannten kurzen, vordern Stückes, eine andere Bildung ist, die mit der primären Längsfalte überhaupt nichts zu thun hat" (RÜCKERT, l. c.). Das heisst mit anderen Worten, die primäre Längsfalte gewisser Selachier ist nicht durch einen mit einer wirklichen Axendrehung des Darmes (im Sinne RÜCKERT's) verbundenen Prozess entstanden, sondern ist eine Bildung für sich, hervorgerufen durch innere, im Epithel gelegene oder von aussen auf das Epithelrohr wirkende Einflüsse.

Jedenfalls ergiebt sich aus dem Vergleiche der einzelnen ausgebildeten Formen des Spiraldarmes soviel mit Sicherheit, dass an dem durch Axendrehung entstandenen Spiraldarm von einer primären Längsfalte weder bei Selachiern noch bei *Ceratodus* etwas nachweisbar ist, und weiter, dass eine oral vom Spiraldarm gelegene Falte des Mitteldarmes entweder der Rest einer primären Längsfalte, einer „primären

Einrollung" nach Rückert sein kann, oder sie verdankt ihre Entstehung der dahinter gelegenen Darm drehung, die oralwärts das kreisrunde Rohr zu einer Rinne einfaltet.

Daraus erhellt das Unrichtige jener Anschauung, die in einer Längsfaltenbildung des vor dem Spiraldarm gelegenen Abschnittes des Mitteldarmes den primitiveren Darmtheil sehen will. Dagegen spricht auch die Thatsache, dass eine spiralige Drehung des Darmes ohne vorhergehende Einfaltung des Darmrohres erfolgen kann, wie das der Mitteldarm von *Ceratodus* beweist und die Untersuchungen von K. Reuter (6) bei *Alytes obstetricaus* gezeigt haben.

Leider ist ein Vergleich der *Ceratodus*-Darmentwickelung mit den in mancher Hinsicht in der Ontogenese Aehnlichkeiten zeigenden Amphibien nicht möglich. Unsere Kenntnisse von der Entstehung des Amphibiendarmes sind noch zu lückenhaft und beschränken sich noch auf so wenige Formen, dass es unmöglich erscheint, mit einiger Sicherheit hieraus Schlüsse zu ziehen.

Da war es nun gerade von grösstem Interesse, die Darmform ausgestorbener Amphibien in vergleichende Untersuchung ziehen zu können. Durch die Güte von Herrn Professor C. v. Zittel erhielt ich eine Anzahl zum Theil vorzüglich erhaltener Koprolithen zur Untersuchung, welche Herr Privatdocent Dr. F. Broili im Jahre 1901 bei Seymour, Baylor County, Texas, in den Vereinigten Staaten gesammelt wurden. Das Material stammt aus dem an Amphibien, und Reptilienresten reichen Perm und gehört zwei Stegocephalenarten an, die als *Diplocaulus* und *Eryops* bezeichnet werden. Der Grösse nach lassen sich zwei Koprolithenformen unterscheiden; eine grössere Form, welche von *Eryops* und eine kleinere, die zumeist von *Diplocaulus*, stammt. Ich gebe im Folgenden an der Hand der Figg. 11—18, Taf. XXXVI, eine kurze Beschreibung einiger dieser Koprolithen [1]).

Der in Fig. 11, Taf. XXXVI in natürlicher Grösse abgebildete Koprolith besitzt eine Länge von 6,2 cm bei 2,1 cm und 1,4 cm Querdurchmesser. Seine Gesalt ist bohnenförmig, abgeplattet und von den beiden Polen der eine mehr spitz auslaufend. Die Oberfläche des Präparates zeigt eine charakteristische Configuration, welche wahrscheinlich als das Negativ der Oberflächenstructur des Darmes anzusehen ist. Im Bereiche der oberen Hälfte des Koprolithen finden sich in regelmässigen Intervallen bandartig verlaufende circuläre Impressionen, die in 7 Spiraltouren von links nach rechts ziehen. Die letzte — in der Figur unterste — Tour verläuft auf der rechten Seite bis etwa zur Mitte fast parallel zu den übrigen Windungen; von hier biegt dieselbe im scharfen Bogen zum linken Rande ab, wo sie noch etwa 1 cm weit verfolgt werden kann. Es lässt sich aber nicht mit Sicherheit entscheiden, ob diese letzte Tour bis an den unteren Pol heranreicht oder ob dieselbe sich bereits früher verliert.

Auf einem weniger gut erhaltenen Objecte (Taf. XXXVI, Fig. 12) finden sich 5 ebenfalls von links nach rechts verlaufende spiralige Impressionen, die aber in etwas grösseren Zwischenräumen als am vorigen Präparate sich folgen. Die letzte Tour ist hier nicht gut erhalten, doch scheint auch sie, soweit das zu erkennen ist, nach unten lang ausgezogen zu sein.

Um zu unterscheiden, ob diese charakteristische Structur auch im Innern, etwa in Form eines lamellösen Baues ihren Ausdruck finde, wurde durch ein Stück ein Querschliff angelegt und in Fig. 13, Taf. XXXVI, abgebildet. Es lassen sich da zwei wohldifferenzirte Zonen unterscheiden: 1) eine äussere, von circulären Bändern gebildete Rindenpartie und 2) eine innere, homogene Kernzone. Die äussere Zone ist die mächtigere, sie nimmt auf dem Querschnitt fast $^2/_3$ der ganzen Fläche ein. Die sie zusammensetzenden, zum Theil spiralig verlaufenden Bänder sind die Durchschnitte von Lamellen und zeigen im Originalpräparat ein abwechselnd weisses undbraunröthliches Colorit. Das Breitenmaass der einzelnen Bänder beträgt für die

1) Eine eingehende Beschreibung des Materials mit Beigabe einer grösseren Anzahl von Abbildungen, auch mikroskopischer Schliffe ist in den Palaeontographica (17) erschienen.

hellen Schichten durchschnittlich $1/2$ mm, für die dunklen $1/3$—$1/8$ mm, ihre Anzahl 9. Der ganze Koprolith ist also von schichtweise auf einander folgenden Lamellen gebildet, die in der äusseren Hälfte der Rindenzone in Form eines von links nach rechts aufgerollten spiraligen Bandes in einander übergehen. In der inneren Hälfte umkreisen die Bänder in concentrischen Ringen den homogenen Kern des Koprolithen. Dieser hat auf dem Querschnitt eine oblonge Form mit an einigen Stellen ausgezacktem Contour und braunroth marmorirter Färbung.

Um zu zeigen, wie verschieden gross diese Koprolithen sein können, gebe ich zum Vergleich in Fig. 14, Taf. XXXVI, einen kleineren wieder, der demselben System angehört wie die eben beschriebenen. Derselbe ist 1,75 cm lang und hat einen grössten Querdurchmesser von 8 mm. Die nach dem stumpfen Pol (in der Figur oben) zusammengedrängten 5 Spiraltouren folgen sich proximal dicht hinter einander; bei den beiden letzten wird die Entfernung der freien Ränder grösser, und namentlich die letzte Windung beginnt nach links hin sich länger auszuziehen. Der untere, spitze Pol zeigt deutlich an einer abgesprengten Stelle, dass auch dieser Koprolith lamellösen Bau besitzt. Es ist nun schwer zu entscheiden, ob dieser kleine Koprolith einer Jugendform von *Eryops* zuzuschreiben ist, — weist er ja doch alle charakteristischen Merkmale der Darmform dieses Stegocephalen auf, — oder ob er von einer gleich organisirten, ähnlichen, aber kleineren Art stammt. Ich erwähne noch, dass dies der einzige dieser kleinen Art in dem grossen von Broili gesammelten Materiale ist, und nichts stände im Wege, in ihm eine embryonale Form zu sehen. Die Entwickelung des *Ceratodus*-Darmes hat gezeigt, dass von dem Zeitpunkt ab, wo die Embryonen anfangen die Nahrung von aussen aufzunehmen, die Formentwickelung des Spiraldarmes ihr charakteristisches Gepräge bereits erlangt hat und dass das Auswachsen der Windungen sowohl wie das Grössenwachsthum überhaupt erst mit dem Abschluss des Körperwachsthums zum Stillstande kommen. Aehnlich geformte Koprolithen wurden auch z. B. von A. Gaudry (15) und L. Ammon (16)[1]) beschrieben.

Ersterer giebt 2 Abbildungen von Koprolithen, die in der Nähe von Autun in Südfrankreich gefunden wurden und einem permschen Reptil, *Actinodon*, zugesprochen werden.

Diese beiden Koprolithen sind ebenfalls spindelförmig und zeigen auf der oberen Hälfte spiralig verlaufende Touren, die in 7—8 Reihen dicht einander folgen. Die letzte unterste Spirale läuft, wie das namentlich die linke Abbildung deutlich erkennen lässt, im Bogen ablenkend gegen den unteren Pol aus. Die Verlaufsrichtung der Windung ist schwer aus den Abbildungen zu erkennen, doch glaube ich aus der linken Figur entnehmen zu können, dass die Windung nach Art einer von links nach rechts gedrehten Schraube erfolgt. Aus der Form der Koprolithen schliesst Gaudry: „leur forme nous apprend, que les *Actinodon* avaient un intestin à valvules spirales, comme les squales actuels et les *Ichthyosaurus* secondaires." Auch Einschlüsse findet Gaudry in den Koprolithen, die von ihm als Schuppen eines Ganoiden (*Palaeoniscus*) gedeutet werden und ihn zu dem Schluss führen, dass „les débris qu'ils renferment montrent que les *Actinodon* mangeaient des *Palaeoniscus*". Auch die Koprolithen des Perms von Texas zeigen derartige oberflächlich liegende Einschlüsse, und ich verweise hier auf eine diesbezügliche Abbildung, welche meiner eingehenden Beschreibung in den Palaeontographica beigegeben ist.

Um aber weitere Aufschlüsse über die von diesen Thieren aufgenommene Nahrung zu erhalten und damit auch einen weiteren Beweis zu erbringen, dass es sich hier um Koprolithen handelt, habe ich durch Stücke aus der Rindenzone von Koprolithen Dünnschliffe für die mikroskopische Untersuchung anfertigen lassen, die einige allgemein interessante Befunde ergaben. Die mikroskopischen Abbildungen wurden, um diesen Theil des Themas hier nicht zu sehr auszudehnen, ebenfalls in den „Palaeontographica"

1) Die Litteratur ist eingehend in der Abhandlung in den Palaeontographica (17) berücksichtigt.

veröffentlicht. Die für die Herstellung der Schliffe verwendeten Bruchstücke waren von braunrother Farbe, und an verschiedenen Stellen der Oberfläche zeigten sich grauweiß bis gelblich gefärbte Einschlüsse in den verschiedensten Formen. Während nun die braunrothen Partieen bei mikroskopischer Untersuchung ein krystallinisches oder amorphes Gefüge aufweisen, zeigen die Einlagerungen eine typische Organisation, die dem Bau eines spongiösen Knochens entspricht. In einer netzförmig verzweigten, homogenen Grundsubstanz liegen zahlreiche ovale oder spindelförmige Gebilde, die zum Theil durch eingelagerte Erdsalze, hellgelb, zum Theil schwarz, weil lufthaltig, erscheinen. Viele derselben haben keinen glatten Contour, sondern es gehen oft strahlenförmig feine, kürzere oder längere Fortsätze davon aus. Aus all dem und aus weiteren Thatsachen ergiebt sich, dass wir es hier mit Knochenhöhlen zu thun haben, die in der homogenen Grundsubstanz ohne bestimmte, gesetzmässige Anordnung eingelagert sind und nur allein durch ihre feinen Fortsätze, die Primitivröhrchen, in Verbindung stehen. Ein lamellärer Bau des Knochens resp. charakteristisch angeordnete Lamellensysteme konnten nicht nachgewiesen werden.

Da die meisten der Knochenhöhlen von Erdsalzen in charakteristischer Weise ausgefüllt erscheinen, so dürfte auf die Möglichkeit hingewiesen werden, dass die Fossilisation auch die in den Höhlen gelegenen Zellen, die Knochenkörperchen, betroffen hat.

Darauf deuten auch andere Thatsachen hin.

Zwischen die Knochenbälkchen sind inselartig, aussen meist braunroth, innen grau gefärbte Felder eingelagert. Es sind die Markräume des Knochens. Von besonderem Interesse ist nun gerade die braunrothe Randpartie dieser Markräume, die als dunkler Saum diese scharf gegen die Knochenbälkchen abgrenzt. Doch liegt diese Randschicht den Knochenbälkchen nicht in Form eines continuirlichen, gleichbreiten Bandes an. Der dem Markraum zugekehrte Contour ist meist wellig; oft liegen auch ganz aus dem Zusammenhang gelöst 3, 4 und mehr, runde, wie Zellen aussehende braun gefärbte Gebilde der Aussenseite der Knochenbälkchen an und rufen so ein Bild hervor, wie es allgemein in der Histologie der Knochen als die den Knochenbälkchen aufsitzenden Osteoblastenreihen bekannt ist. Grösse, Anordnung und Lage dieser Gebilde ist so charakteristisch, dass zum mindesten der Hinweis auf ihre Aehnlichkeit mit den Osteoblasten recenter Knochen berechtigt erscheinen dürfte.

Damit ist mit grösster Wahrscheinlichkeit die Koprolithennatur dieser Gebilde und ferner erwiesen, dass in den Koprolithen dieser permschen Stegocephalen Knochenreste eingeschlossen sind, die, wie wohl angenommen werden darf, mit der Nahrung in den Verdauungskanal gelangten.

Wie bereits erwähnt, beschreibt auch L. Ammon (16) zwei ähnlich geformte Koprolithen, von denen der eine in dem Grenzkalklager der Königsberger Schichten (unteren Cuseler Schichten) von Wolfstein im Lauterthal in der Pfalz gefunden wurde und einem Saurier zugeschrieben wird. Der grössere unterscheidet sich von den in Texas und Autun gefundenen durch die geringere Anzahl und viel grössere Höhe der Windungen, deren, soweit es die Abildungen resp. das Präparat erkennen lässt, 2 vorhanden zu sein scheinen. Ein kleinerer lässt mit genügender Sicherheit 3 Spiraltouren erkennen, die auch hier wie bei dem grösseren auf den einen Pol zusammengedrängt sind. Seine Fundstätte war das Kalkkohlenflötz auf der Kohlenhalde von Hundheim am Glan und stammt nach Ammon von einem *Sclerocephalus*. In seiner Masse finden sich wie bei den Koprolithen von Autun zahlreiche Schuppen von Fischen (*Palaeoniscus*).

Einen ganz anderen Typus als die eben beschriebenen zeigen die in den Figg. 15, 16, 17 und 18, Taf. XXXVI, abgebildeten Koprolithen aus dem Perm von Texas. Abgesehen von ihrer Kleinheit und der einer kurzen Spindel mit abgestumpften Enden gleichenden Form charakterisirt sie der durchweg scharf ausgeprägte Abdruck einer spiraligen Impression. Meist sind es nur 3—5 Windungen, die in gleichen Abständen von einem Pol bis zum anderen ziehen. In der Configuration der Spindel besteht also eine gewisse

Analogie mit jener des Selachierdarmes, doch scheint eine, an dem einen Pol gelegene, länger ausgezogene Tour, wie sie bei diesem am oralen Ende constant gefunden wird, zu fehlen, wenigstens nicht scharf ausgeprägt zu sein. Ich verweise mit Rücksicht auf diesen Punkt namentlich auf die Fig. 16, Taf. XXXVI, wo der untere Abschnitt diese längere Tour zeigen und demnach dem oralen Theil des Darmes entsprechen dürfte.

Ich habe mich im Vorausgehenden im Wesentlichen auf die Beschreibung der äusseren Form der Koprolithen beschränkt und die Anschauung zu begründen gesucht, dass diese Gebilde thatsächlich Koprolithen seien. Die Deutung dieser fossilen Kothsteine und die Möglichkeit, von ihnen auf eine bestimmte Structur des Darmes zu schliessen, bedarf noch eingehender Untersuchungen, die in einer speciellen Abhandlung gegeben werden wird. Es sind das hauptsächlich zwei Punkte, die hier in Erwägung zu ziehen sein werden; vor allem die Frage: geben die Koprolithen einen Abdruck des ganzen Darmtractus wieder oder nur eines Theiles davon, indem vielleicht der Koth beim Hindurchgleiten durch den Darm speciell vom Enddarm resp. nur vom Ende des Mitteldarmes die charakteristische Configuration desselben eingedrückt erhält? Weiter ist zu entscheiden: haben wir in den Koprolithen nur diese, d. h. die fossilisirten Faeces vor uns, oder ist bei der Versteinerung des ganzen Thieres die Darmwand zusammen mit ihrem Inhalt in diesen Process miteinbezogen worden?

Das sind Fragen, die für die Charakteristik des Darmes dieser permschen Amphibien von fundamentaler Bedeutung sind und die in der Specialabhandlung eingehende Würdigung finden sollen.

II. Entwickelung der Lunge.

Ich habe im vorausgegangenen Abschnitte an verschiedenen Stellen einige Phasen der Entwickelung der Lunge erwähnt; es hat sich aber dabei um Stadien gehandelt, die vorgerücktere Stufen darstellen. Die erste Andeutung einer beginnenden Lungenanlage findet sich im Stadium 44, und zwar, wie bereits Semon (1) in den Normentafeln berichtet, unmittelbar hinter der Kiemenregion und vor dem Anfang der Vorniere.

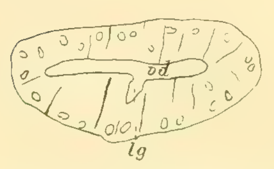


Fig. 21. Querschnitt durch den Vorderdarm des Stadiums 44 von *Ceratodus Forsteri* in der Höhe der Lungenanlage (*lg*). *vd* Vorderdarmlumen.

In dieser Zeit erscheint der Querschnitt des Darmes hinter der Kiemenregion im Wesentlichen als querliegendes abgeflachtes Ovoid (Textfig. 21). Der dorsale Wandcontour verläuft ziemlich eben, der ventrale buchtet sich an einer Stelle etwas convex nach aussen und unten vor. Das Darmlumen (Textfig. 21 *vd*) ist ebenfalls quergestellt, schlitzförmig und erstreckt sich nach der Ventralseite in Form einer einfachen, zapfenförmigen Ausbuchtung (Textfig. 21 *lg*) bis etwa in die Mitte des Darmbodens hinein. Auch am Aussencontour der Darmwand kommt diese Ausbuchtung des Darmlumens zum Ausdruck; es ist jene bereits oben erwähnte nach unten leicht convex vorspringende Partie der Darmwand, welche genau der vom Vorderdarm ventralwärts gerichteten Aussackung (*lg*) entspricht. Am Grunde dieser Tasche ist das Epithel niedriger als im übrigen Bodengebiet, welches hinwieder stellenweise das Dachepithel um das Doppelte an Höhe übertrifft.

Diese Ausbuchtung des Darmlumens erfolgt genau an der Stelle, wo die spätere Lungenanlage gelegen ist, und muss in ihrer ersten Entwickelungsform als einfache, ventral gerichtete, von links nach rechts ziehende Erweiterung des Darmlumens betrachtet werden, welche sich in das Epithel einsenkt und dieses vor sich her schiebt und ausbuchtet. Nirgends ist eine Orientirung der Zellen auf diese primäre Lungenbucht zu sehen. Sie scheint demnach dadurch zu entstehen, dass zunächst einige der Bodenzellen ventral

vorgeschoben und vielleicht verkürzt werden. In einem etwas älteren Stadium erscheint diese Lungenausstülpung als deutliche, ventral gerichtete, unpaare Ausbuchtung (Textfig. 22 *lg*), und zwar in der Form genau der Anlage einer einfachen tubulösen Drüse mit rundem Querschnitt gleichend. Dieselbe entspringt etwas lateral von der Medianebene nach rechts und stellt eine blind endigende epitheliale Tasche dar, die sich gegen den Grund hin allmählich verjüngt. Das Epithel dieser primitiven Lungenanlage ist eine direkte Fortsetzung des Darmepithels. Es ist einschichtig und wird von der Basis gegen den Grund hin immer niedriger, doch ist die Form der Epithelien wegen des grossen Dotterreichthums und der nicht sehr scharfen Abgrenzung der Zellen gegen einander nicht mit Sicherheit zu definiren. Diese verschiedene Form der Zellen kommt aber in bestimmter Weise in den Kernen zum Ausdruck, wie das in der schematischen Figur sich auch zeigt. Dort sind die Kerne der Darmbodenzellen elliptisch und behalten diese Form bei bis an den freien Rand der Lungenausstülpung; von da ab finden sich dann runde Kernformen, die im Grunde der Lungenanlage sogar abgeflacht sein können.

Die äussere Form eines frühen Stadiums der Lungenanlage ist an dem Modell des in Fig. 2, Taf. XXXVI, abgebildeten Darmes zu ersehen. Es zeigt sich da an der Ventralseite des Vorderdarmes, und zwar an der vom Dotter freien Partie desselben, ein kleines, zapfenförmiges Gebilde (*lg*), das mit breiter Basis von der Unterseite der Darmwand entspringt. Es ist also keine rinnenförmige Ausbuchtung, die der Ventralseite des Vorderdarmes entlang zieht, von der die primitive Lunge ihren Ausgang nimmt, sondern der Vorgang lässt sich bei *Ceratodus* am besten einer Ausstülpung vergleichen, die vom Boden des Darmes in Form eines Handschuhfingers nach aussen vorgetrieben wurde.

In einem etwas älteren Stadium (Stad. 46) hat sich eine Formveränderung der Lungenausstülpung eingeleitet, die sich am besten mit der Umwandlung einer einfachen tubulösen Drüse in eine einfache alveoläre vergleichen lässt. Während im vorhergehenden Stadium ein kurzer, schlauchförmiger Gang vom Boden des Darmes ausging, dessen Lumen zunächst gleich weit am Grunde sich verjüngte, zeigt sich jetzt am Eingang in die Lungenanlage eine Verschmälerung des Ganges, der sich dann zu einer bläschenförmigen Auftreibung erweitert, die, wie der Querschnitt *lg* in der Textfig. 23 zeigt, auch am Aussencontour deutlich gegen den Darm abgesetzt erscheint.

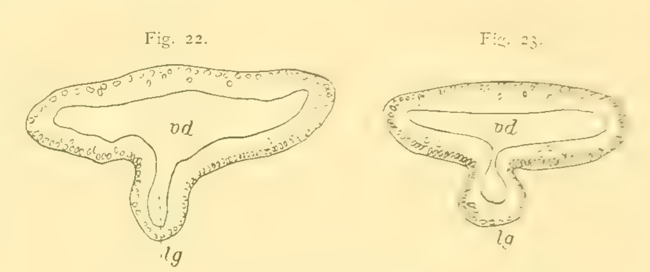


Fig. 22. Querschnitt durch Darm und Lungenanlage von *Ceratodus*, Stadium $45^1/_4$. *lg* Lungenanlage. *vd* Vorderdarm.
Fig. 23. Querschnitt durch die Axe der Lungenanlage von *Ceratodus* im Stadium 46. *lg* Lungenanlage. *vd* Vorderdarm.

Untersucht man ein Stadium, das um weniges älter — zwischen Stadium 46 und 47 — ist, so findet man die Lungenanlage auf einem Schnitte, der das primitive Lungenbläschen in der Axe seines Ausführungsganges trifft, in nichts von dem in Textfig. 23 gegebenen Bilde verschieden. Verfolgt man aber die Serie etwas caudalwärts, so setzt sich die anfangs bläschenförmige Lungenanlage in Form eines kurzen, runden Ganges nach hinten fort, und zwar geht dieser Gang von der hinteren Wand und einer etwas nach rechts gelegenen Partie der Anlage aus.

Dieser secundär entstandene Gang hat ein charakteristisch angeordnetes Epithel. Es lassen sich hohe cylindrische Dachzellen mit spindelförmigen Kernen von niederen, cubischen Bodenzellen unterscheiden, deren Kerne rund oder abgeflacht sind. Zwischen den Epithelzellen liegen vereinzelte Becherzellen; jene lassen an einigen Stellen einen schmalen Cuticularsaum erkennen.

Die äussere Form der Lungenanlage zeigen die Figg. 6 und 7 *lg*, Taf. XXXVI. In Fig. 6 ist die

Darmanlange und der linke Oesophagusabschnitt von der Ventralseite her zu sehen. Von der Unterseite des Vorderdarmes, also dem Beschauer zugekehrt, springt ein kolbiger Zapfen vor, der sich nach unten und etwas nach rechts hin verjüngt, wobei er in einem Winkel von etwa 45° geknickt ist. Diese Verhältnisse sind in Fig. 7 zu erkennen, wo die mit *lg* bezeichnete Lungenanlage sich nach rechts und oben an den Vorderdarm (*vd*) anschliesst. Nach der rechtwinkligen Biegung zieht dann die Lungenanlage bis an den seitlichen rechten Rand des Oesophagus, wo sie sich unter Bildung eines rechten Winkels direct caudalwärts wendet und dabei, immer dem rechten Rande des Vorderdarmes folgend, einen leicht geschwungenen, nach aussen concaven Bogen bildet. So zeigt das ganze Gebilde im Wesentlichen eine bajonettförmige Gestalt mit abgerundetem caudalen Ende. Während seines ganzen Verlaufes ist dieser Lungengang von fast gleichem Kaliber und in dorsoventraler Richtung abgeflacht.

Aehnlich in ihrer äusseren Form präsentirt sich die Lungenanlage auch in dem ältesten Stadium 48, wie sie namentlich in ihrer äusseren Configuration die Fig. 8, Taf. XXXVI, deutlich zeigt. Vom Boden des Vorderdarmes geht ein kurzer, ventralwärts gerichteter Zapfen aus, der im rechten Winkel in einen horizontal gestellten Schenkel (*lg*) sich fortsetzt. Dieser verläuft, von oben her gesehen, schräg von links vorne nach rechts hinten; in dieser Richtung verjüngt er sich auch unter Bildung eines staffelförmigen Absatzes. Vergleicht man die äussere Form der Lungenanlage in diesem Stadium mit jener des vorhergehenden, so ergiebt sich ein aufallendes Zurückbleiben der Entwickelung. Das Epithel des Vorderdarmes setzt sich unmittelbar in das Lungenepithel fort und bildet eine seichte Grube, die sich ampullenförmig erweitert. Von hier gehen nun 2 Gänge aus, der eine, oralwärts gerichtet, ist breit und kurz, der andere, die directe Fortsetzung von jenem in caudaler Richtung, hat anfangs ein weites, dorsoventral abgeflachtes Lumen, das sich immer mehr verjüngt. Das Epithel dieser schlauchförmigen Lungenanlage besteht aus hohen, cylindrischen Zellen im dorsalen Abschnitt, aus cubischen im ventralen, so dass eine durch die Form der Epithelien wohlcharakterisierte Dach- und Bodenpartie des horizontalen Schenkels der Lungenanlage gebildet wird. Hier wie dort bekleidet ein gut erhaltener Flimmersaum die Epithelien, der sich durch den vertikalen Verbindungsschenkel (*vs*) bis auf das Darmepithel des Vorderdarmes (*vd*) hin erstreckt (Textfig. 24).

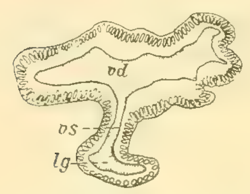


Fig. 24. Schnitt durch Vorderdarm (*vd*) und Lungenanlage (*lg*) in der Axe des verticalen Schenkels (*vs*). Stadium 48.

Ein Vergleich der frühesten Lungenentwickelung von *Ceratodus* mit jener anderer Wirbeltiere zeigt interessante Besonderheiten. Unsere Kenntniss der ersten Entwickelungsvorgänge auf diesem Gebiete beschränkt sich auf die Untersuchungen an Amphibien- und Amniotenlungen, und zwar seien hier speciell die Arbeiten von A. Goette (3), A. W. Weysse (19), M. Hempstead (20), S. H. Gage (21), L. Giannelli (22) und A. Weber (23) berücksichtigt. Bei den Amphibien, die ja in vieler Hinsicht ähnliche Verhältnisse in der Entwickelung aufweisen wie *Ceratodus*, legt sich die Lunge als eine kurze, am Boden des Vorderdarmes hinziehende Längsrinne an, die unmittelbar hinter der letzten Kiemenspalte beginnt und als „Lungenrinne" bezeichnet wird. Bei *Triton* ist diese primitive Lungenanlage nach L. Giannelli durch einen „abozzo" gekennzeichnet, und in ihn hinein erstreckt sich in dorsoventraler Richtung vom Darmlumen aus eine Spalte. Sie wird ventral von den Dotterzellen umgeben. Die Spalte gabelt sich an ihrem caudalen Ende in zwei Aeste, welche rechts und links von der Medianebene hinziehen. Es ist mir bei *Ceratodus* nicht möglich gewesen, weder an Quer- noch an Sagittalserien eine Bildung zu finden, die die erste Anlage der Lunge als eine „Lungenrinne" bezeichnen liesse. Wohl erstreckt sich, wie das Modell *lg*, Fig. 2, Taf. XXXVI, zeigt, der Aussencontour der Lungenanlage in caudaler Richtung weiterhin, aber das hier umschlossene Lumen ist ein einfacher Gang, der in früheren Stadien wie ein schmaler dorsoventral gerichteter Spalt aussieht. Wie nun die weitere Entwickelung zeigt, erweitert sich dieser kurze Lungen-

gang an seinem blinden Ende zu einer kleinen Blase, von deren rechter Seite ein secundärer Gang hervorsprosst, der später rechts vom Darmkanal gelegen ist; ein Rudiment eines linken könnte in der nach links gelegenen Aussackung des zu einer kleinen Ampulle erweiterten primitven Lungenganges gesehen werden. Der anfangs fast in der Mitte entspringende Lungengang verlagert sich im Verlaufe der Ontogenese sowohl mit seiner Ursprungsstelle um weniges nach rechts und rückt auch durch gesteigertes Wachsthum des Querstückes mit seinem Hauptabschnitt zunächst an den rechten Rand und schliesslich an die Dorsalseite des Vorderdarmes. Damit erklärt sich die charakteristische Lagerung der *Ceratodus*-Lunge in ungezwungener Weise, und die Entwickelung giebt zugleich eine präcise Deutung dieses Organs, das sich in ausgewachsenem Zustande als ein unpaarer, allerdings durch ein Septum in zwei Hälften getheilter Sack über die ganze Bauchhöhle erstreckt.

Mit dem eben beschriebenen Entwickelungsgange des von mir als Lunge bezeichneten Gebildes konnte ich SEMON's (1) Beobachtungen bestätigen und zugleich der Deutung dieses Organs in gewisser Richtung eine Stütze verleihen. Denn so viel erscheint nunmehr feststehend, dass wir es hier vom ontogenetischen Standpunkt aus thatsächtich mit einer lungenähnlichen Bildung zu thun haben. In einer Abhandlung von F. MOSER (26) über die Entwickelungsgeschichte der Schwimmblase, welche während der Abfassung dieser Arbeit erschien, werden die zur Zeit bestehenden Controversen auf dem vorliegenden Gebiete eingehend behandelt und findet die einschlägige Literatur Berücksichtigung. Ich hebe hier nur hervor, dass für die von SAGEMEHL (24) vertretene Theorie eine weitere, wichtige Bestätigung bei *Ceratodus* erbracht zu sein scheint, welche im Gegensatze zu BOAS (25) eine ursprünglich ventrale Entstehung der Schwimmblase resp. Lunge postulirt, die dann in jenem Falle (bei den eigentlichen Schwimmblasen der Knochenfische) um die linke, in diesem (bei *Protopterus*, *Ceratodus* und *Lepidosiren*) um die rechte Seite des Darmes dorsal gewandert sei.

Dass bei *Ceratodus* die secundär dorsal gelagerte Lunge als unpaare Bildung erscheint, ist für ihre Homologisirung mit den analogen paarigen Bildungen bei *Protopterus* von nebensächlicher Bedeutung. Es lässt diese Erscheinung vorerst, bis weiteres Material zur Verfügung steht, nur darauf schliessen, dass bei Dipnoern entweder nur eine unpaare Lunge zur Entwickelung kommt, die sich secundär durch Septenbildung in ein paariges Organ sondern kann (*Ceratodus*), oder dass eine paarige Anlage a priori entsteht und damit eine höhere Stufe der Ausbildung gekennzeichnet ist (*Protopterus*). Mit dieser Deutung der *Protopterus*-Lunge stimme ich mit GEGENBAUR (14) überein, der dieselbe als einen höher differenzirten Zustand der *Ceratodus*-Lunge betrachtet, wenn er auch, noch unbekannt mit der Entwickelung der *Ceratodus*-Lunge, ihre Deutung im Ungewissen lässt.

III. Entwickelung von Leber, Pankreas und Milz.

Im I. Abschnitt dieser Abhandlung habe ich bei Beschreibung der Entwickelung des Spiraldarmes jenen Theil des ventralen Darmlumens, der unmittelbar an den dorsalen Darm anschliesst, als primitiven Lebergang bezeichnet. Damit war der Hinweis gegeben, dass bei *Ceratodus* die erste Leberanlage keine Bildung für sich, sondern ein anfangs nicht bestimmt abgrenzbarer Theil jenes rudimentären Darmabschnittes ist, welcher als ventrale, zum Theil nur von Dotterelementen begrenzte Darmlichtung des Vorderdarmes erschien und die nach dem Vorgange SEMON's als „ventrales Darmlumen" bezeichnet wurde.

Damit ist ein fundamentaler Unterschied in der Entwickelung der Leber und zum Theil auch des Pankreas im Vergleich zu den übrigen Wirbelthieren gegeben.

Wie die Untersuchungen, von den Cyclostomen angefangen bis hinauf zu den Säugethieren gezeigt

haben, tritt die Leber fast allgemein als eine sack- oder taschenförmige, ventral gerichtete Ausstülpung an der Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm auf, und zwar bei allen Anamniern und Amnioten in Form eines hohlen Gebildes. Nur bei den Teleostiern findet sie sich nach den Untersuchungen von Balfour (27), Göppert (28), Stöhr (29) und Laguesse (30) als eine solide Wucherung an der ventralen Seite des noch soliden Darmes. Bei den primitiveren Formen der Wirbelthiere, z. B. den Cyclostomen und Amphibien, ist die erste Anlage der Leber eine Ausstülpung des Urdarmes, die sich von dessen vorderem Ende in den Dotter hinein erstreckt. Und mit dieser Form der Entwickelung zeigt die Leberanlage bei *Ceratodus* viele Uebereinstimmung.

Ich gebe in der Textfig. 25 die Ansicht der vorderen Rumpfgegend des Stadiums 40 eines *Ceratodus*-Embryos im Medianschnitt wieder (Semon's [1] Fig. *J*). Es ist dort der einheitliche Vorderdarm über der Herzanlage (*cor*) angeschnitten und theilt sich nach links hin in 2 Gänge, das dorsale (*ddl*) und ventrale (*vdl*) Darmlumen. Eine compacte, centrale Dottermasse bildet einerseits den Boden des dorsalen, andererseits die Decke des ventralen Darmlumens. Von diesem erstreckt sich ein rechtwinklig und dorsal gerichteter Gang zum dorsalen Darmlumen, welchen ich (31) als primären Lebergang (passage hépatique primaire) bezeichnet habe. Die Begrenzung dieses Ganges bildet caudal die centrale Dottermasse, oral und ventral eine epitheliale Wand, die von hohen Cylinderzellen gebildet wird. Dieselben zeigen in einer Lage gestellt die Kerne abwechselnd höher und tiefer gelegen, wodurch ein sogenanntes mehrzeiliges Epithel gebildet wird. Am deutlichsten ausgeprägt ist die epitheliale Structur der Darmwand da, wo dieselbe im Bogen vom oralen in den ventralen Abschnitt übergeht und eine nach vorn und unten vorspringende Kuppe (*hepdv*) bildet. Dadurch kommt es an dieser Stelle zu einer Erweiterung des Darmlumens in Form einer flachen Bucht, die von Semon (1) als Leberdivertikel, von mir (31) als primäre Leberbucht (ébauche hépatique primitive) bezeichnet wurde. Dieselbe ist als Theil des ventralen Darmlumens von *Ceratodus* zu betrachten und in ihrer Entwickelung in gewissem Sinne mit dem bei anderen Wirbelthieren beschriebenen Leberdivertikel zu vergleichen. Doch bestehen wesentliche Unterschiede. So entsteht dasselbe nach den Angaben von Goette (8) bei *Bombinator* als eine hohle, sackförmige Ausstülpung des Vorderdarmes, die an ihrem cranialen Theil eingeschnürt und so vom Darm abgetrennt wird. Diese kurzen Angaben Goette's fanden eine werthvolle Erweiterung durch die Untersuchungen von Shore (32), später von Weysse (18) und Hammar (39).

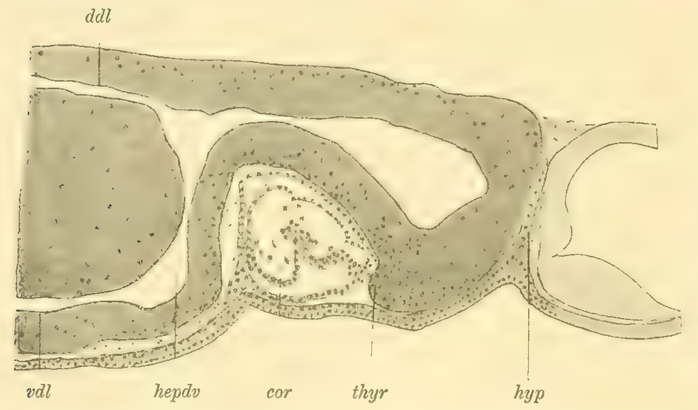


Fig. 25. Medianschnitt durch die vordere Rumpfregion von Stadium 40. Nach Semon (1). Erstes Auftreten des Leberdivertikels *hepdv* als unpaare cranialwärts gerichtete Vorbuchtung des ventralen Darmlumens *vdl*. *cor* Herz, *ddl* dorsales Darmlumen, *hyp* Hypophysis, *thyr* Anlage der Thyreoidea als solider ventraler Vorsprung des Kiemendarmes. Vergr. 31.

Nach den Angaben der ersteren beiden Autoren ist das erste Anzeichen einer Leberanlage beim Frosch durch das Auftreten einer in dorsoventraler Richtung verlaufenden Spalte gegeben, die unmittelbar hinter dem Herzen vom Darmlumen aus in die ventrale Dottermasse einschneidet. Es sind demnach hier die Dotterzellen, welche das Leberdivertikel beim Frosch umschliessen, und zwar jene, welche ventral dem Vorderdarm anliegen. Dass es sich bei dieser ersten Anlage der Leber des Frosches nicht um ein eigentliches Divertikel des Darmes handelt, hebt Weysse (18) besonders hervor, und seine Beobachtung, dass,

schon bevor der Spalt auftritt, die Dotterzellen an dieser Stelle eine deutliche Pigmentirung zeigen, weist darauf hin, dass in diesen Zellen frühzeitig Differenzirungen erfolgen, die erst mit ihrer Umwandlung in Leberzellen ihren Abschluss finden. Das haben WEYSSE's Untersuchungen mit aller Bestimmtheit ergeben, dass die Leberausstülpung bei *Rana* keine epitheliale Wandung hat, und damit stimmen SHORE's (32) Angaben überein, wonach sich die Dotterzellen in einem bestimmt umschriebenen Bezirke des Embryos direct in Leberzellen umwandeln.

Aehnlich liegen die Verhältnisse bei *Triton*, wo nach L. GIANNELLI's (22) Angaben die erste Anlage der Leber (Stadium A) in folgender Weise erscheint: „L' abbozzo del fegato è rappresentato nello stadio A da una data porzione di quell' ammasso di cellule vitelline, che chiudono ventralmente l' intestino. Solo nella parte anteriore della larva esso è separato dalla parete intestinale per interposizione dell' abbozzo del cuore, ... posteriormente vi penetra un prolungamento del lume intestinale che diverrà in prosieguo il condotto epatico"[1]).

Es erscheint nun von grösstem Interesse, mit diesen Angaben die Resultate zu vergleichen, welche BALFOUR (27), GOETTE (3), KUPFFER (33) und BRACHET (34) über die Entwickelung der Petromyzontenleber mittheilen. Hier tritt die Leberanlage als eine ventralwärts gerichtete Ausbuchtung des Darmrohres auf, und zwar dort, wo der Vorderdarm in den Mitteldarm übergeht. Es hat sich hiebei gezeigt, dass die Leberbucht bei *Ammocoetes* in frühesten Entwickelungsstadien eine epitheliale orale resp. ventrale Wand hat, während die dorsale noch von den polygonalen Dotterzellen gebildet wird: es sind das Verhältnisse, wie sie in diesem Sinne oben (p. 76 [408]) für *Ceratodus* geschildert wurden. Doch ist die Leberanlage bei *Ceratodus* nicht ein Product des definitiven, sondern ein Theil des ventralen, nur temporär bestehenden Darmes, und die primitive Leberbucht besteht bei *Ceratodus* aus einer einheitlichen, ungeteilten Tasche. Damit ist ein weiterer Unterschied der Leberanlage bei *Ammocoetes* und *Ceratodus* gegeben. Dort haben nämlich KUPFFER (33) und BRACHET (34) in frühesten Stadien die Leberanlage in drei Divertikel, einen mittleren und zwei seitliche, getheilt gefunden und es muss bestätigenden Untersuchungen überlassen bleiben, ob diese Dreitheilung des Organs eine primäre ist, oder ob nicht auch hier eine einfache, ungetheilte Anlage vorausgegangen ist.

Deutlich erkennbar ist die primäre Leberbucht von *Ceratodus* an dem in Fig 1, Taf. XXXVI, abgebildeten Modell. Man sieht dort am rechtwinkligen Uebergange des vertikalen in den horizontalen Schenkel des ventralen Darmlumens (*vdl*) eine deutlich prominente Kuppe. Diese ist caudal (in der Fig. 1 nach rechts) von dem folgenden Darmlumen durch eine quer einschneidende Furche deutlich abgesetzt. Da das Modell nicht den Aussencontour der Epithelwand des Darmrohres, sondern den Ausguss des Darmlumens wiedergiebt, so ist jene kuppenartige Vorwölbung als der Ausdruck derjenigen Ausweitung des Darmlumens zu betrachten, welche oben als primäre Leberbucht, Leberdivertikel nach SEMON (1), bezeichnet wurde.

Aus diesem Modell ergiebt sich auch mit aller Bestimmtheit, dass bei *Ceratodus* die erste Anlage der Leber sowohl in der Quer- wie Sagittalebene eine einheitliche, ungetheilte ist, deren orale und ventrale Wand aus hohem, mehrzeiligem Cylinderepithel besteht. Diese unpaare Anlage der Leber wurde auch bereits von SEMON (1) beschrieben, ich wiederhole hier seine Angaben wörtlich: „Das ventrale Darmlumen hat in der *Ceratodus*-Entwickelung deshalb eine besondere Bedeutung, weil von dem vordersten Abschnitt seiner Wandung die Bildung der Leber ihren Ausgang nimmt. Im Stadium 40 bildet sich hier eine unpaare[2]), cranialwärts gerichtete Hervorwölbung (Textfig. J *hepdv*), es ist die Anlage des Leberdivertikels."

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.
2) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

Von grösster Wichtigkeit für die Entwickelung der Leber ist nun die orale und ventrale Wand der primären Leberbucht, und ich bezeichne nach A. NICOLAS (35) ihre epitheliale Wandung als „plaque hépatique", Leberplakode: an ihr spielen sich in der Folgezeit alle jene Vorgänge ab, die zur Bildung der definitiven Leber und eines Theiles der Pankreasanlage führen. Die Zellen der Leberplakode zeichnen sich schon im Stadium 40 durch ihren geringen Gehalt an Dotterkörnern, ihren Reichthum an Protoplasma aus, und ihre Lage ist, wie das auch Textfig. 25 zeigt, sofort durch den verhältnissmässig grossen Reichthum an Kernen von den dorsal und caudal anschliessenden Zellen des primären Leberganges und des ventralen Darmes zu erschliessen. In einem etwas älteren Stadium (*Ceratodus*-Stadium 41) haben sich schon bedeutsame Umformungen der primitiven Leberbucht eingeleitet.

Man findet in dieser Entwickelungsperiode die Leberbucht in oral-caudaler Richtung erweitert, und bereits hat sich eine secundäre Gliederung in der Quere gebildet: das primitive Leberdivertikel wächst, wie auch SEMON (1) hervorhebt, „cranialwärts in zwei Schläuche aus, deren linker meist etwas stärker entwickelt zu sein pflegt als der rechte". Es entwickelt sich demnach aus einer primären unpaaren Leberanlage eine im oralen Abschnitte paarige, und damit ist auch eine charakteristische Gliederung in der Sagittale gegeben: von jetzt ab existirt eine orale „Pars hepatica", eben jene paarigen, oralen Abschnitte, die aus einem unpaaren, caudal gelegenen Theil, „Pars cystica" nach A. BRACHET (36, 37), hervorsprossen.

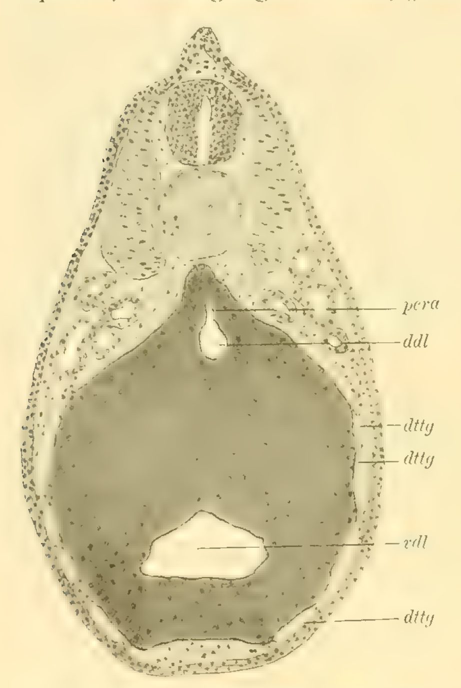


Fig. 26. Querschnitt durch die vordere Rumpfgegend mit den beiden wohlausgebildeten Darmlumina auf Stadium 42. *ddl* dorsales, *vdl* ventrales Darmlumen, *dttg* weitwandige Dottergefässe, *pcra* Pankreasanlage. Vergr. 51.

Die paarige Gliederung der Pars hepatica besteht in prägnanter Weise nur kurze Zeit; denn von nun ab erfolgt ein intensives Auswachsen der epithelialen Leberschläuche, die sich nach vorn unter die Herzanlage einschieben und bald den Raum zwischen Herzanlage und Vorderdarm in einheitlicher Masse ausfüllen. Die Entwickelung der Leberschläuche erfolgt nur von jenem oben als Pars hepatica bezeichneten Gebiete aus; die Pars cystica ist hieran nicht betheiligt, und die Zellen dieses Abschnittes zeigen noch spät, wenn bereits deutlich entwickelte Leberschläuche mit protoplasmareichen Zellen existiren, den Charakter wenig differenzirter Darmepithelien.

Verfolgt man eine Querschnittserie des Stadiums 42 in orocaudaler Richtung, so sieht man knapp hinter der Einmündungsstelle des primitiven Leberganges in den dorsalen Darm die Lichtung desselben nach Art eines sich verjüngenden Spaltes nach oben fortgesetzt (Textfig. 26 *pcra*). Dadurch bekommt der Querschnitt des dorsalen Darmlumens an dieser Stelle eine birnförmige Configuration. Dieser Spalt erstreckt sich zu dieser Zeit nur auf wenige Querschnitte (15 μ Dicke), und seiner Ausdehnung entsprechend springt die dorsale Darmwand an dieser Stelle in Form einer Kuppe vor. Die Zellen, welche diese Ausbuchtung der dorsalen Darmwand bilden, sind protoplasmareicher und dotterärmer als die übrigen Zellen der dorsalen Darmwand; ihre Form ist cubisch, und sie liegen in einfacher Reihe neben einander. Dieser Auswuchs der dorsalen Darmwand ist, wie bereits SEMON (1) hervorhob, die erste Anlage des dorsalen Pankreas.

Ich konnte in einem Falle bei einem früheren Stadium (Stadium 41) kleinere, epitheliale Erhebungen der dorsalen Darmwand finden, und zwar 3 hinter einander, aber dieselben stellten keine Divertikel des

Darmes im Sinne der eben geschilderten Pankreasanlage dar. Es waren lumenlose, knopfähnliche Verdickungen des Darmdaches, deren dotterreiche Zellen sich in keiner Weise von den übrigen Zellen der Darmwand differenziren liessen. Ich halte dafür, dass es sich hier vielleicht um Reste jener von Ph. Stöhr (38) bei *Rana temporaria* beschriebenen Ausstülpungen der dorsalen Darmwand handeln dürfte, die derselbe als Hypochordabrücken im Zusammenhange mit der Anlage des vorderen Pankreas von *Rana* beschreibt.

Im Verfolge der Angaben von Stöhr (38), dass die erste Anlage des vordern dorsalen Pankreas bei *Rana* eine deutliche mediane Verdickung, also zunächst kein Divertikel der dorsalen Darmwand darstelle, habe ich nach ähnlichen Verhältnissen bei *Ceratodus* gesucht. Es hat sich nun auch hier an Querserien, namentlich aber an einer Sagittalserie des Stadiums 41 eine Dickenzunahme des Darmrohres nachweisen lassen und zwar an einer Stelle, wo später das Pankreasdivertikel auftritt, d. i. unmittelbar gegenüber der Mündung des primitiven Leberganges. Ein Analogon zu dem von Stöhr bei *Rana* beschriebenen „hinteren Pankreas" habe ich bei *Ceratodus* nicht gefunden.

Ich schliesse hier die Beschreibung von Leber und Pankreas eines *Ceratodus*-Embryos im Stadium 43 an, dessen Modell in Fig. 2. Taf. XXXVI, abgebildet wurde. Die linke Seite entspricht der oralen Partie des Embryos und zeigt unter dem Vorderdarm mit der zapfenförmigen Lungenanlage die zum Theil ausserhalb des Dotters gelegene Leber (*le*). Da, wo der Vorderdarm, im Dotter eingebettet, in dorsoventraler Richtung fast rechtwinklig abbiegt, entspringt von seiner ventralen und oralen Seite, etwas rechts von der Medianebene, ein Gang mit weitem Lumen. Anfangs noch im Dotter gelegen und von dotterreichen, cylindrischen Zellen gebildet, zieht er zunächst ventralwärts, wobei er sich zugleich etwas nach vorn und links wendet. Auf diesem Wege tritt er oral aus der Dottermasse hervor, erreicht dabei seine grösste Lichtungsweite und biegt dann im spitzen Winkel nach oben rechts und hinten um. Dabei kommt er wieder in die Dottermasse zu liegen, wo er etwa in gleicher Höhe mit seiner Abgangsstelle aus dem Vorderdarm resp. der Vorder-Mitteldarmgrenze unter allmählicher Verjüngung seines Lumens endigt. Unmittelbar nach seinem Ursprung bis an sein Ende sitzen demselben namentlich im oralen und ventralen Theil continuirlich eine grössere Zahl epithelialer Sprossen oder Aussackungen auf, die in der Abbildung 2 an der Stelle der Leberanlage der Uebersichtlichkeit halber nicht dargestellt wurden. Dieser ganze Abschnitt mit Ausnahme seines Anfangsstückes unmittelbar nach dem Abgang vom Darm ist als Pars hepatica zu betrachten, aus deren Wandung sich von nun ab durch Proliferation des Epithels die Leberschläuche entwickeln. Das Anfangsstück selbst wird zum definitiven Lebergang. Nur eine grössere, an der Ventralseite der ganzen Leberanlage gelegene Tasche entwickelt keine epithelialen Sprossen (in Fig. 2, Taf. XXXVI, endet dort die Führungslinie *le*); aus ihr, der Pars cystica der Leberanlage, geht unter fortschreitender Ausweitung des Lumens die Gallenblase hervor.

Pars cystica und Pars hepatica zeigen in dem Bau ihrer Wandung charakteristische Eigenthümlichkeiten, welche die beiden Bildungen im Stadium 43 auf dem Schnitt leicht unterscheiden lassen.

Das Gangsystem der Pars hepatica wird von Cylinderzellen gebildet, die wie das Epithel der Darmwand in ihrem Protoplasma eine geringe Anzahl Dotterkörner enthalten. Auf einer weniger fortgeschrittenen Stufe der Histogenese befindet sich die Pars cystica. Hervorgegangen aus dem ventralen und caudal gelegenen Theil der primitiven Leberbucht bewahrt dieselbe bis in das Stadium 43 hinein den Charakter einer einfachen taschenförmigen Ausstülpung mit allen Eigenschaften des dotterreichen, noch wenig differenzirten Darmepithels und behält auch später noch bis zum Stadium 45 diesen Charakter bei.

Zu dieser Zeit ist das dorsale Pankreas zu einer schlauchförmigen Bildung geworden, die vom Dache des dorsalen Darmes (Taf. XXXVI, Fig. 2 *pad*) nach der rechten Seite der Embryonalanlage hinüberwächst. Ein Querschnitt durch die Anlage desselben ungefähr zu dieser Zeit ist in Textfig. 27 wieder-

gegeben. Hier ist das ventrale Darmlumen verschwunden und das dorsale (*md*) bereits im ganzen Umkreis seiner Lichtumg von cylindrischen Zellen umrahmt. An verschiedenen Stellen finden sich im Dotter grössere und kleinere Lumina (*dg*), die denselben in verschieden langer Strecke durchsetzen und bereits als Dottergänge bei Beschreibung der Fig. 2, Taf. XXXVI, erwähnt wurden. Das dorsale Pankreas (*pd*) erscheint in der Textfigur 27 auf dem Querschnitt getroffen. Es liegt der dorsalen Wand des Mitteldarmes (*md*) direct an und erscheint auf dem Querschnitt eiförmig mit nach links gewendetem spitzen Pol. Das kleine centrale Lumen dieser Pankreasanlage wird von cylindrischen resp. pyramidenförmigen Zellen umschlossen, deren Kerne nach aussen an die Basis gerückt erscheinen.

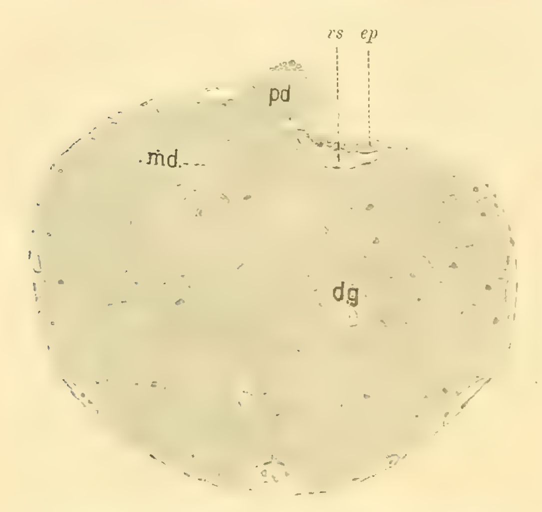


Fig. 27. Querschnitt durch den vorderen Abschnitt des Mitteldarmes (*md*) mit der dorsalen Pankreasanlage im Stadium 44. *ep* Splanchnopleura, *vs* Subintestinalvene.

Ueber die Anlage des dorsalen Pankreas hinweg, und zugleich den Darm umschliessend, breitet sich die Splanchnopleura (*ep*) aus, die über dem Pankreas und nach links hin stark verdickt erscheint. An der linken Seite der Pankreasanlage liegt in einer Mulde des Mitteldarmes ein in dorsoventraler Richtung abgeflachtes Gefäss (*vs*), die auch weiter caudalwärts verfolgbare Subintestinalvene. Auf eine bestimmte Strecke im Verlaufe der Subintestinalvene, und zwar hauptsächlich an deren dorsaler Wand, findet sich die oben erwähnte Verdickung der Splanchnopleura, die, soweit es die zur Verfügung stehenden Präparate erkennen liessen, in dieser Zeit im Wesentlichen in einer Verdickung des Cölomepithels ihren Grund hat. Hie und da zwischen Splanchnopleura und Wand der Subintestinalvene zerstreute lymphoide Zellen deuten auf die Betheiligung mesenchymatöser Elemente an der Entwickelung dieser Region hin. Das verdickte Cölomepithel beginnt im hinteren Bereiche der Pankreasanlage, in seiner grösseren Ausdehnung liegt es caudal davon; und so bleiben die Verhältnisse auch in späteren Stadien der Embryonalperiode. Aus all dem, was die Untersuchung in diesem Stadium und der Vergleich mit älteren Embryonen ergiebt, zeigt sich, dass jene Verdickung des Cölomepithels mit den spärlich eingelagerten Leukocyten als erste Anlage der Milz zu betrachten ist.

Aus den topographischen Beziehungen und dem morphologischen Verhalten dieses Organs bei *Ceratodus* in seinem frühesten Auftreten ergeben sich eine Reihe von Schlüssen in Bezug auf seine Ontogenese.

Ich kann es unterlassen, auf die Controversen über die Provenienz der Milz in der Wirbelthierreihe einzugehen. Die Arbeiten von Choronshitzky (40), Woit (41), Tonkoff (42), Glas (43), Piper (44, 45), Laguesse (46), sowie Maurer (47, 48) geben die diesbezüglichen Anschauungen sowie die Literatur in erschöpfender Ausführlichkeit.

Bei ihrem ersten Auftreten liegt die Milz von *Ceratodus* an der linken, dorsalen Seite des Darmes in gleicher Höhe mit dem Pankreas. Von der Darmwand ist dieselbe durch ein Gefäss, die Subintestinalvene (*si*) getrennt. Durch dieses topographische Verhalten allein erscheint die Möglichkeit einer Entstehung des Organs unter Mitbetheiligung des Entoderms ausgeschlossen, und in keiner der mir zur Verfügung stehenden Serien liess sich eine Beziehung dieses zur Milz in der Weise erkennen, wie das von Maurer (47) bei Amphibien gesehen wurde. Eine deutlich ausgeprägte Basalmembran, die dem Darmepithel in seiner ganzen Ausdehnung anliegt, lässt an keiner Stelle eine Unterbrechung durch ihren gemeinsamen Verband verlassende Entodermzellen erkennen.

Aber auch eine Betheiligung des dorsalen Pankreas an der Entwickelung der Milz, wie das KUPFFER (33) für Ammocoeten zuerst beschrieb, vermag ich mit genügender Sicherheit auszuschliessen. Es liegen zwar craniales Milzende und der caudale Pankreasabschnitt in diesem und späteren Stadien (vergl. Textfig. 33) neben einander, aber die Grenzen zwischen den beiden Anlagen sind zu jeder Zeit scharf gegeben.

Es sind das Verhältnisse, wie sie in gleicher Weise von PIPER (45) bei *Amia calva* beschrieben wurden. Doch ist nach PIPER's Angaben eine direkte Betheiligung des Cölomepithels an der Milzentwickelung ausgeschlossen; die Milz entsteht bei *Amia* als verdichteter Mesenchymherd, „der bei seiner Entstehung auf das engste mit dem Pfortadersystem verbunden erscheint".

Die Angabe PIPER's (45), dass die Endothelien der Vena subintestinalis „nur ganz vereinzelt mit Sicherheit nachweisbar sind", veranlasste mich, die diesbezüglichen Verhältnisse bei *Ceratodus* daraufhin zu untersuchen. Es ergab sich, dass im Wesentlichen ähnliche Verhältnisse auch hier existiren und Bilder gefunden werden, die den von PIPER in den Textfigg. 29 und 31 gegebenen ähnlich sind. Ich vermag demnach eine Betheiligung des Pfortadersystems an der Entwickelung der Milz bei *Ceratodus* nicht auszuschliessen, finde aber mit aller Bestimmtheit eine im Bereiche der Milzanlage auftretende Wucherung des Cölomepithels. Im Zusammenhalt hiemit möchte ich auch auf das von PIPER angegebene und abgebildete Verhalten des Cölomepithels bei *Amia* verweisen, das gerade auch hier im Bereich der Milzanlage dichter gedrängte cubische Zellen aufweist. Es kommen dadurch Bilder zu Stande, die in vieler Hinsicht den von mir bei *Ceratodus* beobachteten gleichen und dort gerade in den frühesten Stadien der Milzentwickelung den ersten und einzigen Hinweis auf das sich entwickelnde Organ bieten. Erst in späteren Stadien treten im Gebiete des verdickten Cölomepithels mesodermale Elemente auf, über deren Herkunft ich an dem mir zur Verfügung stehenden Materiale keinen sicheren Entscheid fällen konnte.

Ich wende mich nunmehr zur Beschreibung der Anhangsorgane des Darmes bei einem etwas älteren Embryo, der ungefähr dem Stadium 45 von SEMON entspricht.

Ueber die topographischen Beziehungen der einzelnen Gebilde zu dieser Zeit orientirt die Textfig. 28, welche die Reconstruction einer Sagittalserie dieses Stadiums wiedergiebt.

Ich schicke der Beschreibung voraus, dass die rechte Seite des Embryos und zwar dessen oraler Theil dem Beschauer zugekehrt ist.

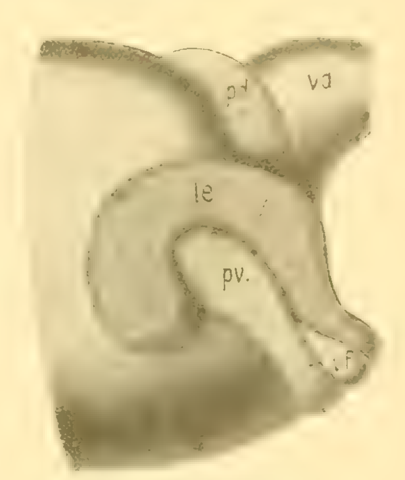


Fig. 28. Reconstruction des Vorder- und Mitteldarmes von *Ceratodus* im Stadium 45. *le* Leber, *pd* dorsales, *pr* ventrales Pankreas, *vd* Vorderdarm, *vf* Gallenblase.

Unter dem Oesophagus (*vd*) sieht man die orale Wand des Darmes in nach oben und links convexem Bogen ventralwärts ziehen und in einen schnabelförmigen Fortsatz wie der Sporn eines Schiffes (bei und vor *vf*) auslaufen. Dieser Sporn setzt sich aus drei Componenten zusammen, die in der Abbildung durch ihre verschiedene Tonung hervorgehoben sind. Der am meisten oral gelegene, dunkel gehaltene Theil erstreckt sich als ein nach oben und caudal gerichteter Wulst *le* über den oralen Pol des Mitteldarmes nach dessen linker Seite, wo er an der durch eine punktirte Linie gekennzeichneten Stelle endigt. Mit der grössten Masse liegt also die Leberanlage in diesem Stadium auf der rechten Seite des Darmes und überlagert zwerchsackähnlich einen von der Ventralseite des Darmes nach oben und hinten aufsteigenden — in der Textfig. 28 etwas heller markirten — Wulst *pv*, der sich etwa in halber Höhe des Mitteldarmes am unteren Leberrand absetzt und etwas unter die Leberanlage hinaufreicht. Auch dieser Wulst überschreitet die Medianebene des Darmes

und zieht auf dessen linker Seite eine kurze Strecke empor; sein Ende dort ist durch die punktirte Linie in der Anlage *pv* gekennzeichnet.

Zwischen den eben beschriebenen Wulst (*pv*) und die Leberanlage schiebt sich von der ventralen und oralen Seite mit nach oben und links gerichteter Spitze eine keilförmige Bildung (*vf*) ein, und vom Dache des Mitteldarmes, und zwar von dessen Mittelebene, zieht an der rechten Seite ein sackförmiger Wulst (*pd*) bis nahe an die Leberanlage (*le*) herab.

Zum besseren Verständniss dieses Reconstructionsbildes gebe ich im Folgenden drei Sagittalschnittbilder dieses Stadiums (Textfig. 29, 30, 31) wieder.

Die Fig. 29 stellt einen Schnitt etwas rechts von der Medianebene dar. Die orale Wand des Mitteldarmes (*dw*) steigt steil in ventral-dorsaler Richtung empor und fällt in ihrem unteren Abschnitt durch ihre Dicke auf. Hier liegen die Zellen in mehreren Reihen über einander, die Kerne derselben durchsetzen 2—3 Lagen hoch die ganze Wand. Dieser Abschnitt zeigt zwei Ausbuchtungen, le_1 und *vf*; diese letztere ist viel grösser und entspricht dem in der Textfig. 28 gleich benannten Wulste, der demnach nahe der Medianebene in offener Communication mit dem Mitteldarm steht und als Theilproduct jenes Darmabschnittes zu betrachten ist, der in früheren Stadien als Leberplakode bezeichnet wurde. Ihrer Lage nach ist diese Bildung aus dem caudalen Theil der Plakode, der Pars cystica, hervorgegangen und zur Gallenblase geworden.

Fig. 29.

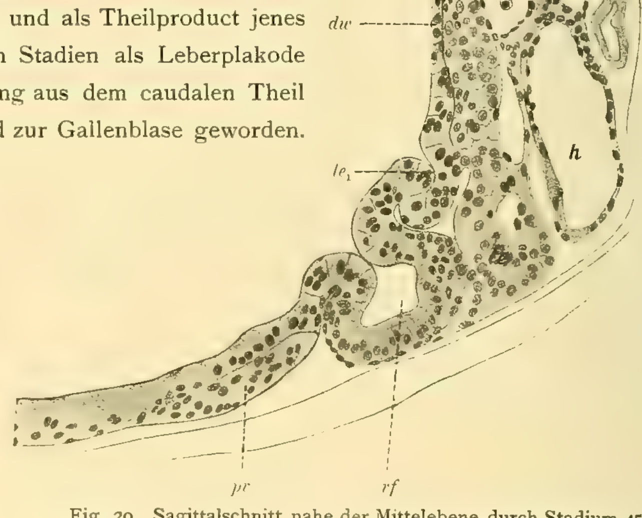


Fig. 30.

Fig. 29. Sagittalschnitt nahe der Mittelebene durch Stadium 45. *dw* Darmwand, *h* Herz, *le* Leber, le_1 Leberdivertikel der Darmwand, *pv* ventrales Pankreas, *vf* Gallenblase.

Fig. 30. Lateraler Sagittalschnitt durch den oralen Theil der Embryonalanlage von Stadium 45. *dw* Darmwand, *h* Herz, *le* Leber, *pv* und pv_1 ventrales Pankreas, *vf* Gallenblase.

Das Gewebe (*le*) dorsal und oral vor der Gallenblase (*vf*) und vor der oralen Darmwand (*dw*) wird von grossen polygonalen Zellen zusammengesetzt, welche, dem rechten Leberabschnitt zugehörig, sich zwischen Herz (*h*) und Darm einschieben. Specielles Interesse beansprucht jener Theil der Darmwand, welcher unmittelbar caudal von der Gallenblase gelegen ist.

Hier ist die Wand verdickt, und eine in oro-caudaler Richtung ziehende Scheidungslinie lässt einen in Abgliederung begriffenen Theil (*pv*) erkennen, der mit dem in Textfig. 28 ebenfalls mit *pv* bezeichneten Wulste — und zwar dessen ventralem Abschnitt — identisch ist und der ventralen Pankreasanlage entspricht. Die Zellen dieser Pankreasanlage unterscheiden sich histologisch in keiner Weise von den anliegenden Elementen der Darmwand. Sie sind wie diese reich an Dotterkörnern und weniger hoch differenzirt als die in unmittelbarer Nähe gelegenen Zellen des Gallenblasendivertikels.

Ein etwas weiter nach rechts lateral gelegener Sagittalschnitt durch dasselbe Stadium ist in der Textfig. 30 abgebildet.

Die schief nach vorn ansteigende Darmwand (*dw*) wird oral vom Lebergewebe (*le*) begrenzt, deren grosse, protoplasmareiche Zellen vorn an die Herzanlage (*h*) stossen. Ventral und caudal von der Leber liegt ein aus hohen cylindrischen Zellen gebildeter Ring (*vf*), dessen Lumen in dorso-ventraler Richtung abgeflacht ist. Verfolgt man die Serie gegen die Mediane hin, so geht diese Anlage direct in die bei Beschreibung der Textfig. 29 als Gallenblase (*vf*) gedeutete Ausbuchtung des Darmes über. In Textfig. 30 ist also der geschlossene Sack der Blase getroffen, die in dieser Schnittebene nicht mehr dem Darme unmittelbar anliegt. Zwischen sie und Darmwand (*dw*) haben sich zwei epitheliale, solide Zellhaufen (*pv* und pv_1) eingeschoben, welche die directe Fortsetzung der ventralen Pankreasanlage des vorhergehenden Schnittes (Textfig. 29) darstellen. Die Theilung der Anlage in 2 getrennte Zellinseln erklärt sich aus einer an dieser Schnittebene befindlichen Krümmung des Pankreas.

Fig. 31.



Textfig. 31 giebt den dritten, noch mehr lateral gelegenen Sagittalschnitt durch das Stadium 45 wieder.

Fig. 32.

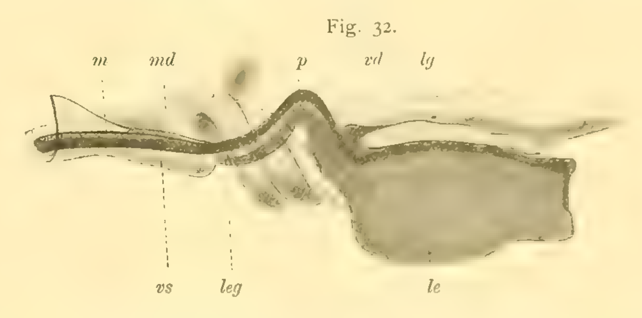


Fig. 31. Lateraler Sagittalschnitt durch den oralen Theil der Darmanlage von *Ceratodus Forsteri* im Stadium 45. *dw* Darmwand, *le* Leber, *pv* ventrales Pankreas.

Fig. 32. Reconstruction von Vorderdarm und oralem Abschnitt des Mitteldarmes eines *Ceratodus*-Embryos im Stadium $46^1/_2$. *le* Leber, *leg* Lebergang, *lg* Lunge, *m* Milz, *md* Mitteldarm, *p* Pankreas, *vd* Vorderdarm, *vs* Subintestinalvene.

Die Gallenblase fällt hier nicht mehr in den Bereich der Schnittebene; die Leber (*le*) liegt der tangential getroffenen Darmwand (*dw*) überall direct an. Nur die ventrale Partie der Leber ist von derselben auf eine kurze Strecke getrennt: hier schiebt sich der Anschnitt des Pankreas (*pv*) zwischen ein. Die Form desselben erscheint ovoid, und die Zellen zeigen im Wesentlichen den Charakter der Darmepithelien. Sie sind dotterreich und liegen auf einen centralen Punkt hin orientirt.

Ich wende mich nunmehr zur Beschreibung eines älteren Stadiums ($46^1/_2$), wo sich bereits im vorderen Bereiche des Darmkanals Umbildungen eingeleitet haben, die direct zur definitiven Form desselben hinüberleiten.

Im Folgenden soll zunächst an der Hand der Textfig. 32 eine Beschreibung der topographischen Beziehungen der Organe dieser Entwickelungsperiode gegeben werden.

Die Abbildung ist eine Reproduction der Fig. 7, Taf. XXXVI. Um die Anhangsorgane des Darmes übersichtlicher hervortreten zu lassen, wurden dieselben verschieden getont eingetragen. An der Ventralseite des gerade verlaufenden Vorderdarmabschnittes liegt rechts seitlich die Lunge (*lg*) und unter derselben, die ganze Breite und Länge dieses Theiles einnehmend, die Hauptmasse der Leber (*le*), welche die (in der Abbildung nicht speciell hervorgehobene) Gallenblase in sich schliesst. Caudal setzt sich die Leber in Form eines lang ausgezogenen Streifens (*leg*) fort, der von dem hinteren, rechten Abschnitt der Leberanlage ausgeht.

Bald nach seinem Ursprung wendet sich derselbe, dem spiralig gedrehten Darme folgend, in einer halben Tour nach links oben und tritt etwas links von der Mittellinie an den Darm heran. Dieser strangförmig ausgezogene Theil der Leber ist der „Lobus venae cavae". Doch erstreckt sich das Lebergewebe nicht, wie Querschnitte lehren, auf die ganze Ausdehnung des in Fig. 32 im gleichen Ton wie die Leber gezeichneten Lobus venae cavae. Nur die vorderen 3 Viertheile werden von demselben eingenommen, im hinteren, d. h. caudalen Abschnitt findet sich nur der Ductus choledochus (*leg*).

Der Leber liegt im oralen Theil, und zwar rechts oben die (in Textfig. 32 dunkel gezeichnete) Vena cava inferior an, wird aber bald da, wo der Lobus venae cavae beginnt, durch das dazwischentretende Pankreas (*p*, hell gezeichnet) abgedrängt. Das Pankreas kann seinem Verlaufe gemäss in 2 Abschnitte zerlegt werden: einen Vorder- und einen Mitteldarmtheil. In ersterem verläuft es mit dem Lobus venae cavae im Bereiche des spiralig gedrehten Vorderdarmes zunächst an der medialen Seite der Leber, dann medial und dorsal davon. Im caudalen Theil des letztgenannten Abschnittes tritt ein Pankreasgang auf, der dorsal und etwas medial vom Lebergang gelegen ist.

Der auf p. 58 (390) abgebildete Schnitt (Textfig. 7), welcher durch die Ebene *b* der Fig. 5, Taf. XXXVI, gelegt ist, giebt ein ergänzendes Bild der in Betracht kommenden Verhältnisse. Es liegen da Pankreas- und Lebergang (d_1 und d_2) in unmittelbarer Nähe neben einander. Medial von diesen beiden Gängen ist die Pankreasanlage (*pa*) getroffen, die an dieser Stelle nur von wenigen Schläuchen gebildet wird. Ueber Pankreas- und Lebergang liegt der Querschnitt der Vena portae, von der dorsal der Lobus venae cavae (*le*) angeschnitten ist.

Etwas caudal von der Stelle, wo in Textfig. 32 die Führungslinie *leg* zieht — auf Fig. 5, Taf. XXXVI, entspricht dieser Ebene etwa die Linie *c* — vereinigen sich Leber- und Pankreasgang zu einem gemeinschaftlichen Kanal, dem Ductus hepato-pancreaticus. Ein Querschnitt durch diese Stelle wurde auf p. 59 (391) in Textfig. 8 abgebildet. Hier ist kein Lebergewebe mehr zu finden; der Ductus hepato-pancreaticus ist rechts und oben von dem stark entwickelten Pankreas begleitet. Zwischen Pankreas und Darm finden sich an einer Stelle zahlreiche lymphoide Zellen angehäuft, die als orales Ende der Milzanlage anzusprechen sind.

Aber die Pankreasanlage endet nicht an der Stelle, wo der Ductus hepato-pancreaticus in den Darm mündet. Sie erstreckt sich (Textfig. 32 *p*) in das Gebiet des Mitteldarmes hinein und hat dort ungefähr dieselbe Ausdehnung wie im Vorderdarmabschnitt. Die auf p. 60 (392) gegebene Textfig. 10 stellt einen Querschnitt durch diesen Theil der Anlage dar. Dort ist das Pankreasgewebe (*p*) in Form von Zellhaufen getroffen, die links und ventral einem grossen Gefässlumen, der Pfortader, anliegen. Zwischen dieser und der dorsalen Darmwand, in einer Mulde der letzteren, liegt die Milz. Dieselbe liegt hier an der Innenseite des Gefässes, und Reste derselben finden sich noch bis in die Mitte der Darmanlage hinein, wie der Querschnitt Textfig. 11, p. 60 (392) lehrt, wo am Grunde der concaven Darmseite Haufen lymphoider Zellen gelegen sind.

Vergleicht man Form und Lage der Anhangsorgane des Darmes in diesem Stadium mit den Verhältnissen der vorhergehenden Periode (Stadium 45), so zeigen sich grosse Verschiedenheiten.

Die auffallendste Veränderung weist der Darmkanal im Bereiche des Vorderdarmes auf, der seinen geradegestreckten Lauf geändert hat und eine ganze Spiraltour ausführt. Dabei hat sich derselbe unter Abnahme seines Querdurchmessers stark in die Länge gezogen.

Die Leberanlage hat sich im Stadium 46½ mehr aus dem innigen Connex mit dem Darm gelöst und ist zu einem selbständigeren Gebilde geworden, das durch einen langausgezogenen Lappen, Lobus venae cavae, und den Ductus hepato-pancreaticus mit dem Darm in Verbindung steht. Die Mündungsstelle dieses Leberganges liegt fast genau an der Stelle, an welcher im Stadium 45 die Gallenblase ausgestülpt erscheint.

Bedeutsame Umformungen hat auch die Pankreasanlage erfahren. Während dieselbe im Stadium 45 aus 2 getrennten Abschnitten, einem dorsalen und ventralen, zusammengesetzt war, zieht sie im Stadium $46^1/_2$ als ein einheitlicher Körper der Vena cava und dem Lobus venae cavae entlang. Ein einfacher, meist mit dem Ductus hepaticus gemeinschaftlich ausmündender Gang vermittelt nunmehr die Verbindung zwischen Drüse und Darm.

Zur Erkärung der hier stattgehabten Vorgänge sei Folgendes nachgetragen. In der Zeit zwischen Stadium 45 und $46^1/_2$ ist das dorsale Pankreas (Textfig. 28 *pd*) in ventraler und oraler Richtung ausgewachsen und hat sich mit dem von unten her entgegenwachsenden rechten ventralen Pankreas vereinigt. Im Verlaufe dieses Entwickelungsprocesses hat sich das dorsale Pankreas von seinem Mutterboden getrennt, dadurch ist die dorsale Pankreasmündung verschwunden und der primär ventral angelegte Ausführungsgang persistirt als definitiver Ausführungsgang. So wie sich die Vorgänge bei der Entwickelung des Pankreas bei *Ceratodus* abspielen, hat sie Piper (44 und 45) in jüngster Zeit auch bei *Amia* geschildert. Ob sich bei *Ceratodus* auch eine Etappe findet, die ein vollkommen isolirtes dorsales Pankreas zeigt, wie das Piper bei *Amia* fand, war an dem mir zur Verfügung stehenden Materiale nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

Den Zeitpunkt der eben erfolgten Lostrennung des dorsalen Pankreas (*pd*) vom Darm (*dw*) illustrirt die Textfig. 33. Dieselbe ist einer Sagittalserie (Stadium 46) entnommen und giebt einen etwas lateral von der Medianebene gelegenen Schnitt im oralen Darmabschnitt, d. h. Pankreas-Lebergebiet, wieder. Die Darmwand (*dw*) wird nach rechts (oral) und oben von der Milzanlage (*m*) gedeckt. Dieser liegt nach vorne und dorsal die aus 2 getrennten Abschnitten bestehende Pankreasanlage an, deren Herkunft aus einem dorsalen (*pd*) und ventralen (*pv*) Theil noch deutlich zu ersehen ist. Die dorsale Pankreasanlage tritt auf einem mehr medial gelegenen Schnitt noch direct an die Oberfläche des Darmes heran, ohne jedoch mit demselben in epithelialem Zusammenhange zu stehen. Die ventrale Anlage liegt in diesem Stadium in einer Mulde des Vorderdarmes eingebettet, die durch die beginnende Drehung dieses Darmabschnittes ihre Erklärung findet. Im cranial-convexen Bogen zieht das ventrale Pankreas nach oben und hinten bis nahe an die dorsale Anlage (*pd*) hin. Aber in der abgebildeten Schnittebene kommt es zu keiner Vereinigung der beiden Theile. Erst etwas mehr lateral gelegene Schnitte zeigen eine einheitliche, continuirlich die Seite des Vorderdarmes flankirende Pankreasmasse, und ein einfacher, ventral und rechts nahe der Medianlinie in den Darm mündender Ausführungsgang stellt jetzt die einzige Verbindung der gesammten Drüsenanlage mit dem Darme dar. Vor dem Pankreas

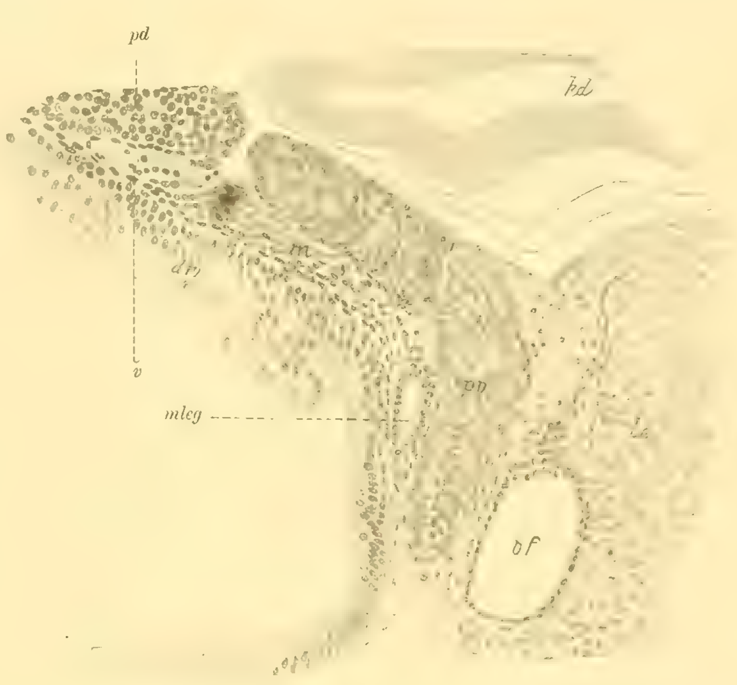


Fig. 33. Lateraler Sagittalschnitt durch einen *Ceratodus*-Embryo, Stadium 46. *dw* Darmwand, *kd* Kiemendarm, *le* Leber, *m* Milz, *mleg* Pankreaslebergang, *pd* dorsales Pankreas, *pv* ventrales Pankreas, *vf* Gallenblase, *vs* Vena cava.

liegt die Leber (*le*) mit der von niederem, einschichtigem und cubischem Epithel gebildeten Gallenblase (*vf*).

In einer früheren Mittheilung (31) wurde die Frage berührt, ob die ventrale Einmündung des Pankreas- resp. Leberganges in den Darm als ursprüngliche Mündung des ventralen Pankreas anzusehen sei oder ob nicht die Eintrittsstelle des dorsalen Pankreas an die ventrale Stelle gewandert und dort zur definitiven Eintrittsstelle des Ductus hepato-pancreaticus geworden sei. Es wäre hier an Vorgänge zu erinnern, wie sie sich bei Selachiern finden und von Laguesse (49), Rückert (5) und in der Folge von Mayr (50) beschrieben wurden. Dieser fasst die Ergebnisse seiner Untersuchungen dahin zusammen, dass sich „die Mündungsstellen der Gänge von der Zeit ihrer Anlage an bis zu einem Embryo von 40 mm um 180° verlagert“ haben. Er sieht die Veranlassung zu dieser Verlagerung in der auch von Laguesse angeführten spiraligen Drehung des Darmes.

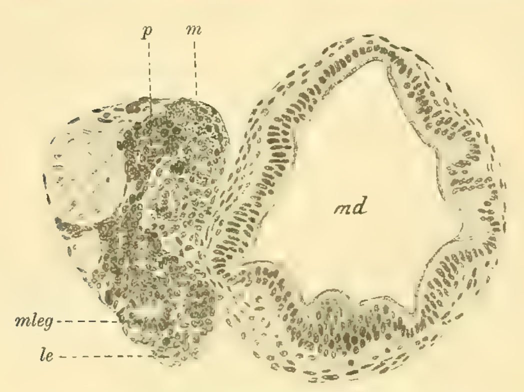


Fig. 34. Querschnitt durch den Darm und seine Anhangsorgane in der Ebene *mleg* des in Fig. 9, Taf. XXXVI, abgebildeten Stadiums 48. *le* Leber, *m* Milz, *md* Mitteldarm, *mleg* Pankreas-Lebergang, *p* Pankreas.

Für *Ceratodus* scheinen die Verhältnisse, wie ich nunmehr angeben zu können glaube, anders zu liegen. Hier wird die ventrale Pankreasmündung des ventralen Pankreas zur definitiven, und der Entwickelungsgang gleicht demnach der z. B. von Göppert (28) und Laguesse (30) bei den Teleostiern beschriebenen Form.

Von Interesse ist die Thatsache, dass bei *Ceratodus* meist ein gemeinschaftlicher Pankreaslebergang in den Darm mündet. Das zeigt auch der in Textfig. 34 gegebene Querschnitt durch die Darmanlage des ältesten mir zur Verfügung stehenden Embryos vom Stadium 48. Der Schnitt ist etwas hinter der Ebene *mleg* der Fig. 9, Taf. XXXVI, geführt, also eine kurze Strecke vor Einmündung des Pankreasleberganges in den Darm. Die Abbildung zeigt dem Darm direct anliegend die von zahlreichen Pigmentkörnern durchsetzte Milz (*m*), an deren linke und untere Seite sich die dunkelgefärbten Pankreasschläuche (*p*) anlegen. Im ventralen Abschnitt findet sich der Querschnitt eines von Cylinderzellen gebildeten Ganges (*mleg*), des Ductus hepatopancreaticus. Nach unten und innen von demselben fällt das caudale Ende der Leber (*le*) noch in die Schnittebene.

Ergebnisse und Schlussfolgerungen.

1) Die Untersuchungen über die Entwickelung des Spiraldarmes von *Ceratodus* haben gezeigt, dass diese vollkommen von allen bis jetzt bekannten Formen abweicht.

Aus einem dorsalen und ventralen Darm entsteht nach Untergang des letzteren der definitive Darm. Dieser stellt in frühesten Entwickelungsstadien eine epithelial begrenzte Spalte dar, die mit einer grossen, nicht von Epithel ausgekleideten Dotterhöhle communicirt. Zu dieser Zeit weist der caudale Abschnitt des definitiven Darmes bereits eine spiralige Drehung auf und mit fortschreitender Entwickelung umwächst die „epitheliale Darmspirale“ den Dotter. Dieser umschliesst die Spirale und spielt während des Entstehens des Spiraldarmes nur eine passive Rolle, d. h. er betheiligt sich an der Drehung nicht.

Ist der Dotter vollständig resorbirt, so besteht eine gemeinsame, grosse Darmhöhle, die nunmehr in ihrer ganzen Ausdehnung eine deutliche spiralige Drehung aufweist. Von jetzt ab erfährt die spiralige Drehung nur noch eine geringe Steigerung, und das weitere Wachsthum des Spiraldarmes besteht in einer Ueberwachsung resp. Unterwachsung der freien Ränder der Spirale.

Im Verlaufe der Entwickelung des Spiraldarmes von *Ceratodus* kommt es im oralen Theil des Darmes zu einem temporären Verschluss des Lumens; es ist das ein fast im ganzen Wirbelthierreiche beobachteter Vorgang, der in jüngster Zeit von E. Kreuter (53) bei Selachiern eingehend beschrieben wurde.

Die *Ceratodus*-Entwickelung hat keine Beweise dafür erbracht, in diesem zeitweiligen Verschluss des Vorderdarmlumens ein phylogenetisch bedeutsames Vorkommniss zu sehen (Balfour, Kreuter [53]), noch hat sich der sichere Nachweis erbringen lassen, dass dieser Vorgang in Connex mit der Entwickelung der Darmspirale steht (Rückert [5]).

Der Spiraldarm von *Ceratodus* lässt bereits in frühen Stadien der Entwickelung seine definitive Form erkennen: schon beim Auftreten der sogenannten epithelialen Darmspirale ist die am meisten oral gelegene Tour nur wenig in die Länge gezogen und nimmt den vordersten Theil des Mitteldarmes ein, während die hinterste in charakteristischer Weise langgezogen gegen den Enddarm hin ausläuft. Diesen Grundtypus bewahrt auch noch der ausgewachsene *Ceratodus*-Darm, und nach den oben gegebenen Ausführungen (S. 68 [400]) ist derselbe als die primitivste Form eines Spiraldarmes anzusehen: er ist phylogenetisch älter als der Darm von *Lepidosiren* und *Protopterus*, wo die Spiraltouren bereits mehr in den caudalen Abschnitt verschoben erscheinen.

2) Die bei *Ceratodus* fast median gelegene unpaare Aussackung des Vorderdarmes ist als Lunge zu deuten. Ein caudal auswachsender hohler Spross verlagert sich im Laufe der Entwickelung mehr und mehr an die rechte, dann an die dorsale Seite des Darmkanales. Die primär ventral und median vom Vorderdarm gelegene Tasche wird hierbei in die Länge gezogen und wird zu dem an der rechten Seite des Darmes emporziehenden Lungengang. Die an der Lunge vom erwachsenen *Ceratodus* beobachtete Septenbildung ist eine secundäre Erscheinung und nicht bedingt durch eine primär auftretende paarige Anlage.

3) Die Leber von *Ceratodus* entsteht aus dem am meisten oral gelegenen Abschnitt des ventralen Darmes und zwar aus einer epithelialen Plakode (plaque hépatique nach A. Nicolas), welche eine seichte Bucht, „primäres Leberdivertikel", ébauche hépatique primitive, umschliesst. Diese Leberplakode erfährt bald eine Gliederung in der Sagittale: es kommt zur Sonderung in eine paarige, vordere, grössere Partie, „pars hepatica" (Brachet) und eine caudale, kleinere, „pars cystica" (Brachet). Erstere liefert das Lebergewebe, letztere die Gallenblase.

4) Das Pankreas von *Ceratodus* zeigt eine dreifache Anlage. Ein dorsales, median gelegenes Pankreas lässt sich zuerst mit Sicherheit im Stadium 42 nachweisen. Diese dorsale Pankreasanlage schnürt sich im Verlaufe der Entwickelung von der dorsalen Darmwand ab und verbindet sich mit einer ventral und rechts aus dem Darm hervorsprossenden zweiten Pankreasanlage. Eine zu gleicher Zeit mit dem rechten ventralen Pankreas auftretende linke Pankreasanlage scheint rudimentär zu bleiben, resp. rückgebildet zu werden.

5) Die erste Anlage der Milz findet sich auf der linken, dorsalen Seite des Darmes und scheint, soweit das zur Verfügung stehende Material erkennen liess, aus dem Cölomepithel und aus eingewanderten mesenchymatösen Elementen ihren Ursprung zu nehmen. Eine Betheiligung des Entoderms resp. dorsalen Pankreas an ihrer Entwickelung konnte nicht festgestellt werden.

Literaturverzeichniss.

1) Semon, R., Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere. Heft 3. Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des *Ceratodus Forsteri*. Jena, G. Fischer, 1903.

2) —, Die Furchung und Entwickelung der Keimblätter bei *Ceratodus Forsteri*. Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Jena, G. Fischer, 1900.

3) Goette, A., Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte der Thiere. Heft 5. Entwickelungsgeschichte des Flussneunauges (*Petromyzon fluviatilis*), 1. Theil, 1890.

4) Kantorowicz, R., Ueber Bau und Entwickelung des Spiraldarmes bei Selachiern. Inaug. Diss. Leipzig. 1898.

5) Rückert, J., Spiraldarmentwickelung von *Pristiurus*. Verh. 10. Vers. Anat. Ges. Berlin 1896.
— Ueber die Entwickelung des Spiraldarmes bei Selachiern. Arch. Entwickelungsmech., Bd. IV, 1896.

6) Reuter, K., Ueber die Entwickelung der Darmspirale bei *Alytes obstetricans*. Anat. Hefte, Heft 42 43, 1900.

7) Oppel, A., Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Verdauungsapparat, 1897.

8) Goette, A., Die Entwickelungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*), Leipzig 1875.

9) Rabl, C., Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb., Bd. XIX, 1892.

10) Ayers, H., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoer. Jen. Zeitschr. Naturwissensch., Bd. XVIII, N. F. Bd. XI, 1885.

11) Günther, A., Description of *Ceratodus*, a genus of Ganoid Fishes, recently discovered in Rivers of Queensland. Phil. Trans. R. Soc. London, Vol. CLXI, 1871.

12) Kerr, J. G., The external features in the development of *Lepidosiren Paradoxa* Fitz. Phil. Transact. R. Soc. London, S. B., Vol., CXCII, 1900.

13) Dean, Bashford, Obituary notice of a Lung-Fish. Popul. Science Month., May. 1903.

14) Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. II, 1901.

15) Gaudry, A., L'*Actinodon*. Nouvelles Arch. du Mus. d'Histoire naturelle, Paris, 1887.

16) Ammon, L., Die permischen Amphibien der Rheinpfalz, München 1889.

17) Neumayer, L., Die Koprolithen des Perms von Texas. Palaeontographica, Bd. LI, 1904.

18) Zittel, K. A. v., Grundzüge der Paläontologie, 1895.

19) Weysse, A. W., Ueber die ersten Anlagen der Hauptanhangsorgane des Darmkanales beim Frosch. Arch. mikr. Anat., Bd. XLVI, 1895.

20) Hempstead, M., Development of the lungs in the frogs, *Rana Catesbiana*, *R. silvatica* and *R. virescens*. Science, N. S., Vol. XII, 1900.

21) Gage, S. H., Development of the lungs in the common toad, *Bufo lentiginosus*, and in the three toads (*Hyla Pickeringii* and *Hyla versicolor*). Science, New Ser., Vol. XII, 1900.

22) Giannelli, L., Sullo sviluppo del pancreas e delle ghiandole intraparietali del tubo digestivo negli Anfibii urodeli (gen. *Triton*), on o qualche accenno allo sviluppo del fegato e dei polmoni. Arch. Anat. e di Embr., Vol. I, 1902.

23) Weber, A. et Buvignier, A., Les premières phases du développement de l'appareil pulmonaire chez *Miniopterus Schreibersii*. Bibl. anat., T. XII, 1903.

24) Sagemehl, Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Fische. III. Morph. Jahrb., Bd. X, 1885.

25) Boas, Ueber den Conus arteriosus und den Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. VII, 1881.

26) Moser, F., Beiträge zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Schwimmblase. Arch. mikr. Anat. Entw., Bd. LXIII, 1904.

27) Balfour, F., A. treatise of comparative embryology, 1885.

28) Göppert, E., Die Entwickelung des Pankreas der Teleostier. Morph. Jahrb., Bd. XX.

29) Stöhr, Ph., Die Entwickelung von Leber und Pankreas der Forelle. Anat. Anz., Bd. VIII, 1893.

30) Laguesse, E., Développement du pancréas chez les Poissons osseux. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1894.

31) Neumayer, L., Recherches sur le développement du foie, du pancréas et de la rate chez *Ceratodus Forsteri*. Compt. Rend. Assoc. Anat. 6. Sess. Toulouse, 1904.
32) Shore, Notes on the origin of the liver. Journ. Anat. Phys., Vol. XXV, 1891.
33) Kupffer, C. v., Ueber das Pankreas bei *Ammocoetes*. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München, 1893.
34) Brachet, A., Sur le développement du foie et sur le pancréas de l'ammocoetes. Anat. Anz., Bd. XIII, 1897.
35) Nicolas, A., Recherches sur le développement du pancréas, du foie et de la rate chez le Sterlet (*Acipenser ruthenus*). Arch. Biol., T. XX, 1903.
36) Brachet, A., Recherches sur le développement du pancréas et du foie (Sélaciens, Reptiles, Mammifères). Journ. Anat. et Phys., 1896.
37) — Die Entwickelung und Histogenese der Leber und des Pankreas. Ergebnisse der Anat. und Entwickg., 1897.
38) Stöhr, Ph., Ueber die Entwickelung der Hypochorda und des dorsalen Pankreas bei *Rana temporaria*. Morph. Jahrb., Bd. XXIII, 1895.
39) Hammar, J. A., Ueber einige Hauptzüge der ersten embryonalen Leberentwickelung. Anat. Anz., Bd. XIII, 1897.
40) Choronshitzky, B., Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems bei den verschiedenen Abtheilungen der Wirbelthiere. Anat. Hefte, Heft 42/43, 1900.
41) Woit, O., Die Entwickelung der Milz. Anat. Hefte 28/30, 1897.
42) Tonkoff, W., Ueber die Entwickelung der Milz bei *Tropidonotus natrix*. Anat. Anz., Bd. XXIII, 1903.
43) Glas, E., Ueber die Entwickelung der Milz bei *Tropidonotus natrix*. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Bd. CIX, Abth. 3, 1900.
44) Piper, H., Die Entwickelung von Leber, Pankreas und Milz bei den Vertebraten. Inaug.-Diss. Freiburg i. B., 1902.
45) — Die Entwickelung von Magen, Duodenum, Schwimmblase, Leber, Pankreas und Milz bei *Amia calva*. Arch. Anat. Entw., Suppl. 1902.
46) Laguesse, E., La rate, est-elle d'origine entodermique ou mésodermique? Bibliogr. anat., 1895. Weitere Arbeiten von Laguesse über diese Frage sind bei Choronshitzky (No. 40 dieses Verzeichn.) und Piper (No. 44 und 45 dieses Verzeichn.) citirt.
47) Maurer, F., Die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. XVI, 1890.
48) — Die Entwickelung des Darmsystems. In: Handbuch der vergl. und experim. Entwickelungslehre der Wirbelthiere. Herausgeg. von O. Hertwig, Lieferung 6—8, Jena, G. Fischer, 1902.
49) Laguesse, E., Développement du pancréas chez les Selaciens. Bibliogr. anat., 1894.
50) Mayr, J., Ueber die Entwickelung des Pankreas bei Selachiern. Anat. Hefte, Bd. VIII, 1897.
51) Gasser, Die Entstehung der Kloakenöffnung bei Hühnerembryonen. Arch. Anat. Entw., 1880.
52) Minot, Ch. S., On the solid stage of the large intestine in the chick with a note on the ganglion coli. Journ. Bost. Soc. Med. Scienc., Vol. IV, 1900.
53) Kreuter, E., Ueber den soliden Oesophagus der Selachier, Erlangen 1903.
54) Balfour, F., A monograph on the development of elasmobranch fishes, London 1878.

Corrigenda: p. 48 (380), Zeile 19 von unten: ventralen anstatt dorsalen.
p. 56 (388), Zeile 18 von unten: Drehung anstatt Deckung.
p. 69 (401), Zeile 16 von oben: hat anstatt wurden.
p. 76 (408), Zeile 18 und 1 von unten: Weysse (19) anstatt (18).

Beiträge zur Morphologie des Skeletes der Dipnoer

nebst Bemerkungen über Pleuracanthiden, Holocephalen und Squaliden.

Von

Dr. Karl Fürbringer.

Mit Tafel XXXVII—XLI und 38 Figuren im Text.

Untersuchungen, die ich am Nervensystem von *Ceratodus* vornahm, lehrten mich, dass das Skeletsystem der Dipnoer trotz der vielfachen Bearbeitung, die es gefunden, noch keineswegs in vollkommener Weise bekannt ist, und dass namentlich die Deutungen der verschiedenen Forscher in sehr wesentlichen Punkten stark von einander abweichen. Ich wandte mich daher zunächst der Behandlung einiger das Skelet betreffenden Fragen zu.

Die Untersuchungen wurden im Zoologischen Institut der Universität München unter Leitung des Herrn Professor R. Hertwig ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, demselben für die stete Anregung und Unterstützung meinen besten Dank zu sagen.

Das reiche Material von *Ceratodus* — die Untersuchung wurde an 5 Exemplaren vorgenommen — verdanke ich Herrn Professor R. Semon; derselbe hatte auch die Güte, mir die Durchsicht seiner zahlreichen Serien der *Ceratodus*-Entwickelung, sowie die Benützung zweier von ihm in dem Jahre 1896 gefertigter Modelle zu gestatten. Herr Professor Hertwig war so freundlich, mir die *Ceratodus*-Embryonen des Zoologischen Institutes, sowie einen *Protopterus* zur Verfügung zu stellen; auf seine Vermittlung hin hatte Herr Geheime Rath Möbius die Güte, mir einen ausgezeichnet conservirten *Protopterus* (5,5 cm Länge) des Stuhlmann'schen Materiales zur Bearbeitung zu überlassen. Ausserdem erhielt ich von Professor M. Fürbringer 3 Exemplare von *Protopterus* zur Untersuchung. Herrn Professor E. Haeckel verdanke ich die seltene Möglichkeit, einen *Lepidosiren* zu präpariren. Ferner standen der Vergleichung noch einige Skelete der Münchener zoologischen und der Heidelberger anatomischen Sammlung zu Gebote.

Die Untersuchungen an Selachiern wurden an Material, das ich der Freundlichkeit der Herren Professor Maurer in Jena, Fürbringer und Braus in Heidelberg verdanke, vorgenommen.

Auch die fossilen Formen konnten berücksichtigt werden. Herr Professor A. Fritsch gestattete mir bei einem Besuche des Museums des Königreichs Böhmen auf das bereitwilligste die Durchsicht des reichen, von ihm unter grossen Mühen gesammelten und präparirten Materiales, das er in seinem bekannten Werke „Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens“ beschrieb. Auch Herr Dr. Perner daselbst unterstützte mich auf das liebenswürdigste.

Allen genannten Herren sage ich für die Unterstützung meiner Untersuchungen den besten Dank.

Die Kenntnisse im Gebiete der Morphologie des Craniums verdanken wir hauptsächlich, was *Lepidosiren* anbetrifft, Bischoff; betreffs *Protopterus* Owen, Peters und der trefflich illustrirten Arbeit Wiedersheim's. Unser Wissen von *Ceratodus* endlich gründet sich besonders auf Günther's Monographie

1871 und HUXLEY's Aufsatz 1876. Auf die Entwickelung geht SEMON 1901 in seinen Normentafeln und im selben Jahre in der Arbeit über die Zahnentwickelung ein. Schon 1896 waren von ihm Modelle des Primordialcraniums älterer Larven (Stadium 46 und 48) angefertigt worden, die jedoch bisher keine Veröffentlichung fanden, mir aber vorlagen. 1902 macht SEWERTZOFF wichtige Angaben über die Entstehung des Primordialcraniums; die von ihm gegebenen Reconstructionen decken sich im Wesentlichen mit den nichtpublicirten SEMON's aus dem Jahre 1896.

Auf zahlreiche andere, zum Theil recht eingehende Arbeiten — ich erwähne hier nur noch die von BRIDGE 1898: „On the morphology of the scull in the Paraguyan *Lepidosiren* and in other Dipnoids" — werde ich erst im Text zu sprechen kommen. Eine kurze Notiz über eine Anzahl der hier folgenden Beobachtungen gab ich im Anatom. Anz., Bd. XXIV, 1904, p. 405—408.

Angesichts der zahlreichen Monographien und der leicht zugänglichen zusammenfassenden Darstellung BRIDGE's fällt für mich die Nothwendigkeit hinweg, ausführlicher auf alle Theile des Skeletsystemes einzugehen.

Ich wende mich vielmehr nur zur Behandlung derjenigen Fragen, die ich nicht im gleichen Sinne wie BRIDGE und frühere Untersucher beantworten kann.

Es sind dies, wie es die Stellung der Dipnoer mit sich bringt, Fragen von zum Theil über das Gebiet dieser Klasse hinausgehender Bedeutung, welche die eingehendere Behandlung rechtfertigen mögen.

Ich werde den Stoff in folgender Weise gliedern:

1) Die Knochen des Schädeldaches.
2) Das Verhalten der Sinneskanäle zu den Schuppen und ihre Bedeutung für die Theorie der Belegknochen.
3) Die Bedeutung der Sinneskanäle für das Auftreten von Verknöcherungen.
4) Die Genese des Occipitale laterale, nebst Bemerkungen über den Occipitalabschnitt des Craniums.
5) Zur Deutung der „Kopfrippe", sowie Beiträge zur Kenntniss der Wirbelsäule und der unpaaren Flosse.
6) Der Nackenstachel der Pleuracanthiden, nebst Bemerkungen über die unpaaren Flossen der Selachier und Holocephalen.
7) Die sog. Lippenknorpel der Dipnoer und die Lippenknorpel der Selachier.
8) Die Kiemenbogen und ihre Muskeln.
9) Der Hyoidbogen und Opercularapparat.
10) Phylogenetische Folgerungen.

Auf die Beigabe zahlreicher Figuren kann ich verzichten, da wir für alle drei Dipnoer schon eine grosse Anzahl zum Theil trefflicher besitzen. Siehe hier auch C. B. BRÜHL, Zootomie aller Thierklassen, Atlas, Lief. 16, 1880.

I. Die Knochen des Schädeldaches.

Die Dorsalseite des Schädels von *Lepidosiren* und *Protopterus* finden wir von 4 Knochen eingenommen; bei *Ceratodus* dagegen sind es deren 8.

a) Nasale.

Von diesen Knochen bietet der vordere unpaare (*nas* Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1—4) der Deutung die geringsten Schwierigkeiten; man darf ihn als Nasale (dermal Ethmoid BRIDGE) auffassen. Seine Entstehung

dürfte wohl als eine unpaare anzusehen sein, da sich weder bei einem der ausgewachsenen Dipnoer[1]) noch bei einem Jugendstadium von *Protopterus* (5,5 cm) eine Naht auffinden ließ, weder in der Längs- noch in der Querrichtung, welch letzteres man bei der Entstehung aus Prämaxilla und Nasale (OWEN) erwarten könnte. Auch bei *Ceratodus sturii* ist nach TELLER 1891 der Knochen Taf. I ein einheitlicher; bei ihm wie bei *C. forsteri* und den Dipneumones, Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 2 u. 4 findet sich nur ein Ossificationscentrum. Ebenso deutet bei *Ctenodus obliquus* alles darauf hin, dass hier nur ein einheitlicher Knochen lag.

Halte ich somit die unpaare Beschaffenheit dieses Knochens bei den Dipnoern für eine primitive, so scheint mir doch der Vergleich BRIDGE's p. 329 mit dem unpaaren Knochen der Nasenregion des *Polypterus*, bei dem Vorhandensein auch eines paarigen Knochens in der Nasengegend dieses Crossopterygiers, nicht gesichert zu sein. Ein physiologisch als Nasale functionirender Knochen kann ebenso gut paarig wie unpaar angelegt werden. Auch der Vergleich mit *Coccosteus* ist keineswegs mit Sicherheit ausführbar, da hier das Nasale der Dipnoer sowohl der Prämaxilla wie dem Ethmoid verglichen werden könnte, wobei ersteres ein Zurückkommen auf die alten Deutungen von BISCHOFF bedeuten würde.

b) Supraorbitalia.

Grössere Schwierigkeiten boten der Deutung die paarigen Knochen *so* (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1—4). Wir sehen in folgender Zusammenstellung, zu wie verschiedenen Resultaten die Forscher kamen. *Ceratodus*: Frontal bone (GÜNTHER, MIALL, JAQUET), Inner lateral bone (HUXLEY), External Ectethmoid (BRIDGE), Endopleurotegmentale (BRÜHL), Sehnenknochen (v. WIJHE). — *Lepidosiren*: Jochbein (BISCHOFF), Superciliarknochen (HYRTL), Suprategmentale (BRÜHL), BRIDGE wie oben. — *Protopterus*: Postfrontrale (OWEN), Frontale incl. Frontale post. (PETERS), Frontale (COBBOLD), Supraorbitale (HUXLEY, JAQUET), Sehnenknochen (WIEDERSHEIM), Suprategmentale (BRÜHL), BRIDGE wie oben.

Mit vollem Recht konnte GEGENBAUR von diesem Knochen in seiner vergleichenden Anatomie, Bd. I, 1898, p. 360 sagen: „Wir vermögen ihn nicht sicher zu bestimmen, wenn es auch nicht an Namen für ihn fehlt."

Auch ich halte die Frage selbst nach der Arbeit von BRIDGE für nicht gelöst. Die Deutung BISCHOFF's als Jochbeine muss allerdings, wie das schon andere Forscher hervorhoben, sofort wegfallen. Und mit der Bezeichnung als Frontale und Postfrontale ist der Vergleichung nichts genützt. PETERS' Deutung als Frontale incl. Frontale post. verlangte überdies den Nachweis einer Concrescenz aus zwei Stücken. Am vorsichtigsten drückt sich HUXLEY aus, indem er bei *Ceratodus* den Knochen inner lateral bone (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1 *so*) nennt; jedoch scheint er mir einen verhängnissvollen Irrthum zu begehen, wenn er nun diesen Knochen, 1876, p. 39, nicht mit dem Supraorbitale von *Protopterus* vergleicht, vielmehr diesem den Knochen *t* (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1) gleichstellt. Der Knochen *so* entspricht seiner ganzen Lage nach unzweifelhaft dem Supraorbitale, mit dem er die Verbindung mit dem Nasale und dem Pterygopalatinum theilt, während der Knochentheil *t* als oberer Theil des Squamosum dieser Beziehungen vollkommen entbehrt.

Ich kann daher nur GÜNTHER zustimmen, der die inneren paarigen Knochen der drei Fische einander gleichsetzt. Jedoch auch die Bezeichnung als „inner lateral bone" scheint mir, nachdem wir *Ceratodus sturii* kennen, sehr unzweckmässig, denn hier liegt der diesem Knochen von *C. forsteri* entsprechende gar

1) Es entbehrt daher jeder Begründung, wenn HUXLEY in seinem Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere, 1873, p. 143 sagt, es lägen vor dem grossen einzähligen Knochen zwei Nasenknochen.

nicht nach innen von dem „outer lateral bone" HUXLEY's, vielmehr vor diesem. Aus demselben Grunde muss auch die Bezeichnung BRÜHL's „Endopleurotegmentale" verlassen werden.

Als die wahrscheinlichste Ansicht über die Genese dieser Knochen dürfte bisher die von GÜNTHER 1871 angedeutete, von WIEDERSHEIM 1880 befürwortete Annahme der Entstehung aus einer Verknöcherung der den M. temporalis umhüllenden Fascie gegolten haben. Ihr hat sich auch v. WIJHE 1882 angeschlossen. BRIDGE dagegen nimmt einen abweichenden Standpunkt ein, indem er die oralen Theile als dem Ektethmoid resp. Präfrontale der Urodelen homologe Gebilde ansieht, während er es für sehr wohl möglich hält, dass der caudale Theil Sehnenknochen darstellte. Ich vermag der Ansicht des letzteren Forschers fürs erste nicht beizutreten, denn die ähnliche Lage eines Knochens genügt noch nicht, um seine Homologie darzuthun. Wir können es hier ebensowohl nur mit einer Convergenz zu thun haben (siehe darüber im Endabschnitt). Bei der immerhin recht entfernten Verwandtschaft der Amphibien mit den Dipnoern ist die grösste Vorsicht geboten; bei keinem der Dipnoer finde ich sichere Andeutungen, welche die Lehre BRIDGE's von der differenten Genese des oralen und caudalen Theiles unterstützen würden.

Demgegenüber nehmen, wie erwähnt, GÜNTHER, WIEDERSHEIM und VAN WIJHE eine einheitliche Entstehung als Sehnenknochen an. Sie werden zu dieser Annahme geführt durch die über dem M. adductor befindliche Lage jener Knochen. Man muss zugeben, dass diese Ansicht etwas für sich hat und leicht alle Schwierigkeiten aus dem Wege räumen würde. Jedoch wurden von ihren Urhebern keine Argumente aus dem Bau der Knochen zu ihren Gunsten vorgebracht. In der Absicht, solche beizubringen, untersuchte ich nochmals die Beziehungen dieser Knochen zu den Fascien, und in der That konnten, wie Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 4 zeigt, die einzelnen Fasern der Fascie bis in die Knochen verfolgt werden. Einen wesentlich differenten Bau des Nasale und der oralen Theile der Supraorbitalia gegenüber den caudalen Fortsätzen der letzteren konnte ich — abgesehen davon, dass, wie man aus der Figur ersieht, das Ossificationscentrum im oralen Theil liegt — nicht beobachten.

Auch bei *Ceratodus* stimmen die oralen und caudalen Theile untereinander und mit dem Nasale überein. Die Structur der Knochen ist eine ähnliche wie bei *Protopterus*. Ueberdies fand ich bei einem Exemplar am caudalen Ende der Supraorbitalia eine Ausziehung in einzelne lange Knochenstreifen; hier war scheinbar die Verknöcherung der Fascie nicht gleichmässig am ganzen Hinterrande fortgeschritten.

Man könnte erwarten, dass bei der Verknöcherung einer Fascie eine einheitliche flache Lamelle entstände. Es zeigt sich aber, dass dies nicht der Fall ist. Wir finden nämlich, dass gerade der „inner lateral bone" (HUXLEY) der den Sehnenknochen WIEDERSHEIM's bei *Protopterus* zu homologisiren ist, nicht einheitlich ist, wie schon HUXLEY zeigte. Ich finde diese getrennte Verknöcherung als einen schuppenartig gestalteten Theil, der mit seinem Vorderrande und den seitlichen Partien den Knochen (*so*) bedeckt (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1). Es ist somit hier eine Discontinuität gerade an einer Stelle, wo man bei Verknöcherung einer Fascie in Anbetracht des caudalwärts gerichteten Zuges der dorsalen Rumpfmuskulatur eine Continuität erwarten könnte. Auch an dem Frontoparietale (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1 *fp*) fand BRÜHL 1880 (Taf. LXIV) getrennte Ossificationen im caudalsten Theile, die ein gleichartiges Verhalten, wie die eben erwähnten, zeigen.

Auch die Knochen *po* (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1) des Schädeldachs von *Ceratodus* müssten wohl nach VAN WIJHE, wenn ich ihn recht verstehe, als Sehnenknochen angesehen werden. Ich erkläre sie p. 113 [445] auf andere Weise.

Bei *Ceratodus sturii* (vergl. TELLER, Taf. I) scheinen keine sicheren Beweise mehr für eine Entstehung der Knochen aus Verknöcherungen der Fascie des dorsalen Rumpfmuskels zu bestehen. Hier wird das „Sehnenbein" durch das Squamosum und das Frontoparietale vollkommen vom caudalen Rand des Schädels

ausgeschlossen; der Bau des Schädeldachs von *C. sturii* ist ein durchaus schuppiger. Bei *Ctenodus obliquus* ist dieser schuppige Bau so ausgeprägt, dass hier eine Erklärung des Schädeldachs aus Fascienverknöcherungen Bedenken begegnet; immerhin glaube ich, dass man angesichts der nahen Verwandtschaft zwischen *Ceratodus* und *Ctenodus obliquus* (vergl. Abschnitt 10) und angesichts der Thatsache, dass auch bei *Ceratodus* (vergl. oben p. 96 [428]) eine discontinuirliche Verknöcherung stattfindet, eine gleiche Genese auch für *Ctenodus obliquus* nicht von der Hand zu weisen ist.

Wie Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 4 zeigt, liegt bei *Protopterus* wie bei *Ceratodus forsteri* das Ossificationscentrum der Supraorbitalia in der Höhe der Orbita; das Gleiche gilt auch für die des *Ceratodus sturii* (vergl. Teller's Textfig. 2—4).

Da ich demnach die Lage über der Orbita für die primäre ansehe, möchte ich den Namen Supraorbitale, welchen Huxley dem lang gestreckten Knochen von *Protopterus* beilegte, der aber von späteren Autoren bekämpft und verlassen wurde, wieder aufnehmen. Und da ich im Einklang mit verschiedenen Forschern dieses Supraorbitale dem „inner lateral bone" für homolog erachte, auch auf diesen den Namen Supraorbitale ausdehnen.

c) Frontoparietale.

Die grössten Schwierigkeiten hat von jeher die Deutung des unpaaren Knochens von *Ceratodus* gemacht (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1 *fp*). Günther deutete ihn als Scleroparietale und hielt ihn für eine Membranverknöcherung, die bei *Protopterus* und *Lepidosiren* nicht aufgetreten wäre. Mit dem unpaaren Knochen der Dipneumones (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 2—4 *fp*) sei er nicht zu vergleichen, da derselbe bei diesen, direct unter dem M. adductor mandibulae gelegen, dem Knorpel auflagere, während er bei *Ceratodus* vom Knorpelcranium durch diesen Muskel getrennt frei schwebe. Seiner Argumentation schloss sich Huxley 1876, p. 39 an und fügte hinzu: „and in other respects the parietofrontal of *Lepidosiren* is very unlike the „scleroparietal" of *Ceratodus*". Keiner der späteren Autoren hat sich gegen diese Anschauungen gewendet, die wir auch von Bridge 1898, p. 353 mit grosser Bestimmtheit ausgesprochen finden [1]).

Der abweichenden Gestalt der beiden Knochen kann ich im Einklang mit unseren heutigen morphologischen Anschauungen keine Bedeutung beimessen. Es wäre im Gegentheil erstaunlich, wenn die beiden Knochen, die sich jetzt unter ganz verschiedenen Bedingungen befinden, gleiches Aussehen bewahrt hätten. In der lateralen und ventralen Ausdehnung des Frontoparietale bei den Dipneumones geben sich Anpassungen für die Stützfunction des Knorpelcraniums zu erkennen. Hier sind sogar bei den so nah verwandten *Lepidosiren* und *Protopterus* bedeutende Differenzen eingetreten; ich erinnere nur an die Verbindung mit dem Parasphenoid bei *Lepidosiren*, von der bei *Protopterus* noch keine Spur zu finden ist. Bei *Protopterus* selber kann man bei verschiedenen Exemplaren die verschiedenste Ausbildung des Knochens constatiren. Bei mehreren kleineren Exemplaren fand ich, wie Wiedersheim, das Frontoparietale vom Squa-

1) Wenn übrigens Brühl 1880, Taf. p. LXIV Günther vorwirft, er habe das „Scleroparietale" des *Ceratodus* dem Frontoparietale der Dipneumones verglichen, so entspricht das den Thatsachen nicht. Vielmehr hat Günther 1871, p. 524 sich ausdrücklich mit den gleichen Argumenten wie 9 Jahre später Brühl gegen eine solche Homologisirung ausgesprochen. Brühl weist jedoch diese Ansicht, die gar nicht vertreten war, nicht nur zurück, er gibt vielmehr 1880, Taf. p. LXI „wichtigstes 5" seine eigene: „Der eigenthümlichste Kopfknochen der amerikanischen und afrikanischen Form, Fig. 7, 8; *suteg* (auch mit *ju* und *su.orb* bezeichnet), der bis nun den Beschreibern so viel zu rathen gab, scheint mir durch den Befund bei der australischen Form, bei der er scheinbar fehlt, vollständig klargelegt; er ist das vollständige aber verkümmerte Analogon der mehreren bei *Ceratodus* das knorpelige Schädeldach, Fig. 1 und 6 *e.c.par.* und *chon.cra* bedeckenden Knochen, ibid.: *me.tg*, *en.pl.tg*, *ec.pl.tg*." Hierzu muss ich bemerken, dass diese Deutung theils nicht neu, theils nicht richtig ist. Nicht neu, denn gerade der von Brühl angegriffene Günther hat p. 523 das „Endopleurotegmentale" resp. Supraorbitale dem der Dipneumones verglichen. Nicht richtig, denn nach Bau und Lage der Supraorbitalia der Dipneumones ist es ausgeschlossen, dass in ihnen das „Ectopleurotegmentale" = oberer Theil des Squamosum oder in einem von ihnen das „Mesotegmentale" = „Scleroparietale" enthalten sei.

mosum durch eine breite Knorpelstrecke getrennt, dagegen bei einem grossen Exemplar von ca. 80 cm diesen Knorpeltheil auf einen schmalen Streifen reducirt, wofür man wohl nicht allein das Squamosum verantwortlich zu machen hat.

Was aber haben wir dann als Kriterium der Homologie dieser Skelettheile anzusehen? Die Lagebeziehungen zu anderen Theilen. Freilich nicht, wie das die bisherigen Autoren auf diesem Gebiete thaten, die Lage zu einem Muskel, denn die Ubiquität des Ansatzes eines solchen und die weitgehenden Transgressionen sind durch die Arbeiten zahlreicher Forscher erwiesen. (Ich selbst werde beim Opercularapparat auf einen dem jetzt zu behandelnden ganz parallelen Fall eingehen.) Wohl aber müssen hier den Ausschlag geben die Beziehung zu anderen Skelettheilen, denn die Knochen bilden hierin gegenüber den labilen Muskeln das constantere Element. Eine solche Beziehung sehen wir aber sowohl für das Scleroparietale wie das Frontoparietale in dem Anschluss an den caudalen Rand des Nasale gewahrt (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1—4). Freilich findet sich bei *Protopterus* und *Lepidosiren* die Verbindung nicht so eng wie bei *Ceratodus* durch eine verzackte Naht bewerkstelligt, sie wird durch ein straffes Band ausgeführt. Ueberhaupt liegt der vordere Theil des Frontoparietale, namentlich bei *Lepidosiren*, nur in einem wenig tieferen Horizont als die Supraorbitalia, während allerdings caudal eine ganz beträchtliche Strecke sie trennt.

Wie aber gerieth ein so oberflächlicher Knochen, das „Scleroparietale", in eine so tiefe Lagerung, die es erlaubte, in ihm das Frontoparietale zu sehen?

Bei *Ceratodus* erhebt sich in der Mediane des Knorpelcraniums ein Kamm (s. Günther, 1871, Taf. XXXIV, Fig. 2 und meine Textfigur 2), zu dessen beiden Seiten bis weit lateralwärts der M. adductor mandibulae entspringt. Ausser am Primordialcranium setzt der erwähnte Muskel namentlich an den genannten drei Knochen an. Es ist nun ganz natürlich, dass die Function des Muskels bedeutend erhöht werden musste, wenn er nicht an einem frei unter dem Integument liegenden Knochen fixirt war, sondern an einem fest mit dem Knorpelcranium verbundenen. So konnte der Knochen in die Tiefe rücken. Schon bei *Ceratodus* finden wir den mittleren unpaaren Knochen in seinem caudalen Theil von den Rändern der paarigen gedeckt, und sein caudaler Rand ist nur noch durch eine dünne Muskelschicht vom Knorpeldach getrennt.

Bei *Lepidosiren* ist er schon auf dem Knorpelcranium angelangt, und die paarigen Supraorbitalia, die bei *Ceratodus* genau seitlich an ihn schliessen (Taf. XXXVII, XXXVIII), konnten sich, am Vorderende über ihn hinwegschiebend, einander bedeutend nähern (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 3). Bei *Protopterus* haben wir das Endstadium erreicht, hier sind nun die beiden Supraorbitalia am Vorderende in nicht unbeträchtlicher Länge zusammengetreten (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 2), und nur das Vorderende des Frontoparietale hat in seiner engen Beziehung zum Nasale etwas Ursprüngliches bewahrt. Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 4 von *Protopterus* stellt ein intermediäres Stadium zwischen Fig. 3 und 2 dar. Den scharfen, namentlich bei *Protopterus* besonders stark ausgebildeten Kamm in der Mittellinie des medianen Knochens könnten wir dann als eine spätere, durch den Adductor herbeigeführte Sonderung ansehen, wie etwa die Carina des Vogel- und Chiropterensternums; sie vertritt in vollkommener Weise die ehemalig knorplige Crista, welche sich bei *Ceratodus* findet. Auch an den knöchernen Cranien zahlreicher anderer Vertebraten besteht eine solche secundäre Crista. Ein Analogon fände sich überdies bei dem unteren Opercularknochen von *Protopterus* (vergl. Abschnitt 9). Der Adductor musste bei dem successiven Herabrücken des „Scleroparietale" auf der Unterseite des Knochens allmählich degeneriren resp. seine Bündel konnten von seiner Unterseite nach seinen Rändern und schliesslich auf seine Oberseite wandern. Leicht konnten auch Bündel von dem in oberflächlicher Lagerung gebliebenen Supraorbitalknochen auf die Oberfläche des nun dem Knorpel fest auflagernden Knochens überwandern.

Diese hier gegebene Art der Erklärung für die Lageveränderung des Frontoparietale muss als eine mögliche erscheinen, zumal da in den vordersten Theilen das Frontoparietale die Knorpelcrista des Craniums fast berührt. Ich werde jedoch p. 101 [433] zeigen, dass noch eine andere Erklärung für eine solche verschiedene Lage der Frontoparietalia, die frühere Autoren für ausgeschlossen hielten, möglich ist. Und diese letztere ist für mich sogar die wahrscheinlichere.

Natürlich nahm dieser Knochen (*fp*) des gemeinschaftlichen Vorfahrens von *Ceratodus* und den Dipneumones einen nicht so breiten Raum ein wie das Frontoparietale (Scleroparietale der anderen Autoren) von *C. forsteri* und den Dipneumones. Bei den letzteren trat eine Entfaltung in der Breite erst nach dem Anschluss an das Knorpelcranium ein. Auch die Verbindung des Frontoparietale mit dem Nasale durch Sutur bei *Ceratodus* ist gegenüber der vermittelst Bandes bei den Dipneumones als eine secundäre anzusehen.

Bei *Ceratodus* findet sich in dem schmäleren Frontoparietale des *C. forsteri* wohl noch ein ursprünglicherer Zustand gegenüber dem mächtig verbreiterten von *C. sturii* und der breiten Centralplatte des *Ctenodus obliquus.* Ueberhaupt zeigen ja *C. sturii* und *Ctenodus obliquus*, obwohl sie dem Keuper und Permcarbon angehören, schon eine viel weitergehende Verknöcherung wie ihr recenter Verwandter. Die Anordnung der Knochen (Ausschluss der Supraorbitalia vom caudalen Schädelrande) dürfte jedoch (siehe schon p. 96 [428]—97 [429]) vielleicht als eine primitive anzusehen sein.

Man kann sich nun fragen: Ist wirklich *Ceratodus* um so viel primitiver wie die Dipneumones, dass sich daraus erklären lässt, warum wir erst so geringe Andeutungen eines Herunterrückens des medianen Knochens bei ihm finden? Der Grund hierfür muss meiner Ansicht nach darin gesucht werden, dass bei *Ceratodus* die Supraorbitalia durch ihre Verbindung mit dem oberen Theil des Squamosum (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1 *t*) in Verbindung mit dem knorpligen Quadratum treten, das Knochendach demnach nicht nur mit seinem Vorderende festen Halt am Nasale findet, sondern auch hinten eine Stütze erhält. Somit ist für die Fixation des Ursprunges des Adductors genügend gesorgt. Anders ist es bei *Lepidosiren* und *Protopterus.* Hier finden wir die den Knochen so homologen Gebilde caudal und lateral frei enden, es fehlt eben ein dem Knochentheil *t* von *Ceratodus* analoges Gebilde. Dass eine secundäre Rückbildung dieses oberen Theiles des Squamosum ohne genügenden Ersatz eingetreten wäre, dürfte wohl auszuschliessen sein; eine für die Adductorfunction so vortheilhafte Einrichtung würde nicht rudimentär werden. Bei *C. sturii* ist die Verbindung des Squamosum mit dem knöchernen Schädeldach offenbar sogar schon eine innigere als bei *C. Forsteri.* Es musste also bei den Dipneumones eine andere Art der Fixirung des Adductorursprunges eintreten, und dies geschah durch Hinabrücken des medianen Knochens.

Dass die beiden seitlichen Knochen nicht auch herabrückten, erklärt sich daraus, dass sie neben der Verbindung mit dem Nasale — der einzigen, die dem Frontoparietale (Scleroparietale) des *Ceratodus* zukommt — noch eine sehr enge Beziehung zu den Pterygopalatina besitzen. Diese enge Verbindung wird durch einen absteigenden Knochenfortsatz des Supraorbitale und einen aufsteigenden des Pterygopalatinums herbeigeführt (siehe Taf. XXXIX, Fig. 27). Die hohe Bedeutung dieser Vereinigung erklärt sich daraus, dass bei *Ceratodus* nur durch sie die knöcherne Schädelbasis mit dem knöchernen Schädeldach in Verbindung tritt [1]). Es erhalten so die mächtigen Kauplatten ein knöchernes Widerlager von weiter Ausdehnung; andererseits ist die knorplige Schädelkapsel nun nach Ausbildung dieses knöchernen Schutzbalkens gegen Compression in ventro-dorsaler Richtung geschützt [2]). Diese enge Verwachsung verhindert also vollkommen ein Herabrücken der Supraorbitalia des *Ceratodus.* Ein solches Hinderniss besteht aber für das

1) Das Zusammentreten mit dem Squamosum ist nicht als eine Verbindung mit der Schädelbasis aufzufassen. Ueberdies dürfte dieser Zusammentritt erst secundär erworben sein, da er *Protopterus* noch fehlt und eine Rückbildung hier auszuschliessen ist.

2) In den genannten Functionen muss ich die Hauptbedeutung dieser perpendiculären Fortsätze sehen.

Frontoparietale nicht[1]). Die hohe Bedeutung der Vereinigung der Supraorbitalia mit der Schädelbasis wird bei den Dipneumones geschmälert dadurch, dass sie nun nicht mehr die einzige bleibt, vielmehr ein sehr wichtiger Anschluss des Frontoparietale an das Parasphenoid eintritt, wodurch es indirect vermittelst der Verbindung des letzteren mit dem Pterygopalatinum auch diesem Halt verleiht. Dank der oralen Lage der Vereinigungsstelle der Supraorbitalia mit den Pterygopalatina, bleiben erstere als directes Widerlager der Zähne aber immer noch von Bedeutung und sind andererseits gegen eine Verschiebung genügend fixirt.

Für eine solche Verschiebung nach unten, ein Herabrücken, fehlen überdies die nöthigen Vorbedingungen, denn an den Supraorbitalia nimmt der dorsale Rumpfseitenmuskel bei den Dipneumones mit einem sehr grossen Theil seiner Fasern Ansatz (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 4). Dieser braucht wegen seiner Wirkung in der Längsaxe nur eine Fixation seines oralen Ansatzes, die in der Verbindung der Supraorbitalia mit dem Nasale gegeben ist. Zugleich verhindert sein in der Horizontale caudalwärts wirkender Zug eine Verschiebung der betreffenden Knochen aus der horizontalen Richtung. Der in der Queraxe wirkende Adductor bedarf dagegen einer ganz anderen Fixation.

Der Grund dafür, dass der Adductor nicht seine primäre Ansatzstelle am Knorpel rein beibehält, ist einmal im Platzmangel, dann aber vielleicht auch darin zu suchen, dass er seine Insertion zum grossen Theil an Knochen (Processus muscularis mandibulae) nimmt und dass eine gleiche Beschaffenheit der Ursprungsstelle wohl zweckmässig sein dürfte. Ob hierin eine allgemeine Erscheinung besteht, dass der Erwerbung einer knöchernen Ursprungsstelle eine gleiche Differenzirung an dem anderen Muskelende entspricht, kann jetzt nicht erörtert werden.

Wenn ich so das Frontoparietale der Dipneumones von dem Scleroparietale Günther's ableitete, so glaubte ich damit zugleich die Forderung Gegenbaur's, dass es eine Hauptaufgabe der Morphologie sei, ein Gebilde auf ein anderes bekanntes zurückzuführen, zu erfüllen. Jene Forscher, die das nicht thaten, haben, wie mir scheint, gerade in ihrer grossen Vorsicht Irrthümer begangen. Die Annahme, dass das Frontoparietale der Dipneumones bei *Ceratodus* kein Homologon besitze, beraubt diesen Dipnoer des wichtigsten Knochens des Schädeldaches. Es wäre dieses Fehlen um so wunderbarer, da *Ceratodus* ja sonst in allen Skelettheilen eine überaus grosse Uebereinstimmung zeigt, und jeder Knochen und Knorpel, auch die unbedeutendsten, bei ihm ein Homologon finden.

Andererseits müssen wohl diese Forscher, gesetzt die Annahme der Entstehung der Knochen aus Sehnen ist richtig, den mittleren Knochen des *Ceratodus* bei den Dipneumones spurlos verschwinden lassen, was bei einem für den Adductoransatz so wichtigen Bestandtheil unbegreiflich wäre.

Schliesslich aber ergiebt sich, dass auch mit der Lage unter dem Adductor ein sehr zweideutiges Argument gegen die Homologisirung eingeführt worden ist, denn der Frontoparietalknochen, als ein echter Belegknochen, muss vom Integument eingewandert sein. Auf seinem Wege zum Knorpel lag aber der Adductor; es hat demnach in der Phylogenese dieses Knochens ein Stadium gegeben, das genau dem entspricht, welches wir noch bei *Ceratodus* erhalten finden, nur mit dem Unterschied, dass hier der Knochen breiter wie bei dem gemeinsamen Vorfahr ist.

Die Verlagerung des Frontoparietale (Scleroparietale der anderen Autoren) von *Ceratodus* kann übrigens auch nach einem anderen Modus vor sich gegangen sein, als ich ihn auf p. 98 [430] schilderte. Man

---

1) Die Verbindung des Frontoparietale mit den Supraorbitalia ist bei *Ceratodus forsteri* eine sehr wenig innige. Caudal sind sie noch getrennt, bei *Ceratodus sturii* und wohl auch *Ctenodus obliquus* ist mit der stärkeren Verknöcherung eine weit engere Vereinigung aufgetreten. *Ceratodus* dürfte sich vom Ausgangspunkt, wo die Knochen noch von einander getrennt waren, nicht allzu weit entfernt haben. Der von Brühl l. c. abgebildete *Ceratodus*-Schädel zeigt erst die Anfänge eines Zusammenretens dieser Knochen.

kann annehmen, dass der über dem M. adductor gelegene Knochen (Textfig. 1, Schema I) um diesem Muskel eine festere Ansatzfläche darzubieten, eine Crista ausbildete (Schema II); sobald diese Crista auf dem Knorpelcranium anlangte (Schema III), trat mit dem Anschluss eine Verbreiterung ein (Schema IV); die obere horizontale Lamelle konnte successive degeneriren (Schema II—V).

Der ehemals über dem Muskel befindliche Theil des Frontoparietale der Dipneumones braucht nicht so breit gewesen zu sein, wie die Schemata es angeben, er kann vielmehr im wesentlichen auf die Medianlinie beschränkt gewesen sein. Ein solcher Zustand muss aber bei *Ceratodus* auch bestanden haben, denn das Ossificationscentrum seines Frontoparietale liegt auch in der Mediane. Während bei *Ceratodus* die Ossification im horizontalen Sinn weiterschritt, bewegte sie sich bei den Dipneumones in perpendiculärer Richtung. Ueberhaupt scheint bei den Dipneumones eine höhere Tendenz zur Verknöcherung in perpendiculärer Richtung zu bestehen. Wie Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 2 zeigt, geht von den Supraorbitalia eine Crista senkrecht in ventraler Richtung ab; an ihr setzt reichliche Muskulatur an. Hier haben wir einen Zustand, wie er auf Textfig. 1, Schema II verlangt ist.

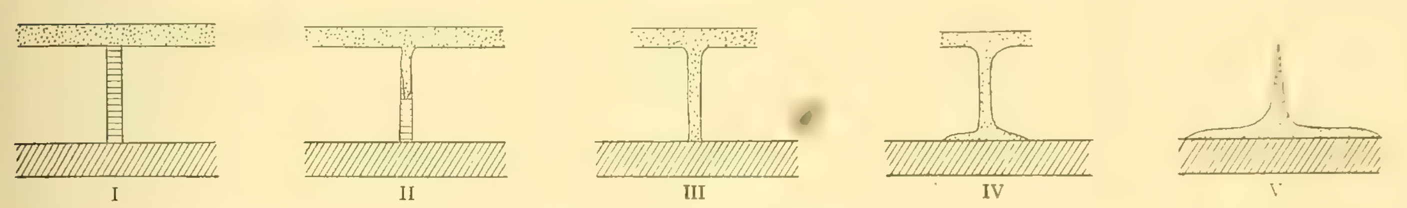


Fig. 1. Schemata der Ableitung des Frontoparietale der Dipneumones von dem des *Ceratodus*. Punktirt der Knochen, schräg gestrichelt der Knorpel, horizontal schraffirt das bindegewebige Septum. Schema I entspricht den Verhältnissen bei *Ceratodus*, Schema V denen bei den Dipneumones.

Der thatsächliche Befund bei *Ceratodus* ist einer solchen Ableitung nicht ungünstig. Wenn man von einem Dipnoerkopf dorsal Schuppen und Bindegewebe entfernt und das knöcherne Schädeldach freilegt, so findet man in der Mittellinie des Frontoparietale einen hellen Streifen verlaufen. Sieht man näher zu, was dieser bedeutet, so ergiebt sich, dass er dadurch hervorgebracht wird, dass durch den äusserst dünnen Knochen die Trace des bindegewebigen Septums zwischen den beiden Adductores mandibulae, welches von der Knorpelcrista des Craniums zum Frontoparietale zieht, sichtbar ist. (Siehe im Querschnitt Textfig. 2; diese entspricht genau dem Schema I. Um Schema III hervorzubringen, bedürfte es nur der Verknöcherung dieses Septums.)

Ob nun diese oder die p. 98 [430] gegebene Erklärung gilt, im Princip wird nichts geändert. Für den unter dem Muskel gelegenen Knochen besteht in jedem Falle der gleiche Ausgangspunkt wie für den superficiellen. Ich ziehe die hier gegebene Erklärung der auf p. 98 [430] vor, weil sie einfacher ist.

In folgender Zusammenstellung habe ich den gegebenen Erörterungen Rechnung getragen.

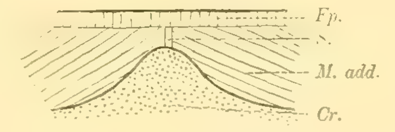


Fig. 2. Querschnitt durch Frontoparietale, Mm. adductores und Theil des Knorpeldaches des Schädels von *Ceratodus forsteri*. Die Bedeutung der Schraffirung ist die gleiche wie auf voriger Figur. *M. add.* Musculus adductor mandibulare, etwas schematisch. *Fp.* Frontoparietale, *S.* Septum, *Cr.* Cranium.

Wenn ich die Bezeichnung Frontoparietale Wiedersheim, Bridge adoptire, so verstehe ich darunter fürs erste nur einen rein regional-anatomischen Namen. *Ceratodus*: Scleroparietale (Günther, Bridge, Jaquet), Posterior median bone (Huxley), Frontoparietale (K. Fürbringer). *Protopterus* und *Lepidosiren*: Parietale-Frontale (Owen), Parietale (Peters, Cobbold), Frontoparietale (Hyrtl, Bischoff, Huxley, Wiedersheim, Bridge, Jaquet, K. Fürbringer), Frontale (Gegenbaur).

Die geringe Bedeutung der Supraorbitalia von *Protopterus* und *Lepidosiren* (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 2—4) gegenüber denen des *Ceratodus* (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1) kann nicht wunderbar erscheinen; es findet hier ein Vicariiren statt. Das nicht sehr bedeutende Frontoparietale des *Ceratodus* ersetzt bei den Dipneumones die Supraorbitalia in der Function eines dorsalen Panzers des Schädels, ferner beraubt es sie durch seine Verbindung mit dem Parasphenoid und dem Pterygopalatinum (direct bei *Lepidosiren*) ihrer Bedeutung als einziges knöchernes Widerlager der Schädelbasis. Da auch das Squamosum nicht wie bei *Ceratodus* mit den Supraorbitalia, sondern mit dem Frontoparietale (*Lepidosiren*) eine Verbindung eingeht[1]) und der Adductor nicht an ihnen seinen Ansatz nimmt, so bleibt dem Supraorbitale neben seiner bedeutend beeinträchtigten Function als directes Widerlager der Kauplatten (siehe Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 3) nur noch die als Ansatzstelle des dorsalen Rumpfmuskels. Bei der nachweisbaren Degeneration von dessen oralen Myomeren und der Assimilation von Wirbeln im caudalen Schädelbereich muss auch diese letzte Function mehr und mehr an Bedeutung verlieren, die Supraorbitalia sind dem Untergang geweiht. Wir sehen hier ein lehrreiches Beispiel einer Herausdifferenzirung einer geringeren Anzahl von Knochen mit höherer Dignität aus einer grösseren Anzahl mehr indifferenter Knochen. Ein Vorgang, der für die Ableitung der recenten Amphibien von den Stegocephalen von verschiedenen Forschern angenommen wird, lässt sich hier direct nachweisen.

II. Das Verhalten der Sinneskanäle zu den Schuppen und ihre Bedeutung für die Theorie der Belegknochen.

Im Vorhergehenden hatte ich darauf hingewiesen, dass die Frage, ob wir es in den Schädeldachknochen der Dipnoer mit Sehnenverknöcherungen zu thun haben, für die recenten Dipnoer im positiven Sinne zu beantworten ist. Ich möchte jetzt die Möglichkeit einer Entstehung aus einer anderen Quelle besprechen.

Nach den Arbeiten von Gegenbaur und O. Hertwig (1874, 1876, 1879) dürfen wir im Allgemeinen die Belegknochen als aus Zähnen oder Schuppen hervorgegangen ansehen. Diese Anschauungen wurden von vielen Forschern angenommen und namentlich 1898 von Gegenbaur im weitesten Umfang vertreten. Andererseits wurden jedoch auch manche Angriffe auf diese Theorie gemacht, und da sich einer dieser auf die Verhältnisse bei den Dipnoern stützt, dürfte es nahe liegen, hier kurz darauf einzugehen.

Van Wijhe (1882, p. 94) sieht darin, dass die Sinneskanäle bei *Ceratodus* über den Knochen des Schädeldachs liegen, einen Grund gegen Hertwig's Hypothese. Die Knochen, sagt er, hätten bei ihrem Herunterrücken den Kanal, der nach seiner Angabe an der Innenfläche der Schuppen liegen soll, mitnehmen müssen; dies sei aber in Wirklichkeit nicht zu beobachten.

Nun ist es in der That ja richtig, dass die Ganoiden, wie *Acipenser*, *Spatularia*, *Lepidosteus*, *Amia* und *Polypterus*, ebenso wie viele Teleostier ihr Sinneskanalsystem in den Knochen gelagert haben, und da von vielen Forschern für die Dipnoer eine enge Verwandtschaft mit den Ganoiden, ja sogar (Dollo, 1895, p. 105—110) eine Descendenz von den Crossopterygiern (siehe hierüber Abschnitt 10) angenommen wird, so könnte sich darauf der Anspruch gründen, auch den Dipnoern müsse ein solcher Einschluss der Kanäle zukommen.

Von Allis wurde 1889 für *Amia* nachgewiesen, dass in der ontogenetischen Entwickelung ursprünglich der Sinneskanal den Knochen aufliegt und erst secundär durch das externe Wachsthum desselben in ihn hineingelangt. Auch die Ontogenese der Teleostier ergiebt das gleiche Resultat. Die folgenden Zeilen sollen zeigen, dass eine solche Mitnahme der Kanäle, die Van Wijhe für eine Nothwendigkeit er-

1) Bei *Protopterus*, wo das Squamosum noch isolirt liegt, dürfte hierin noch ein primitiver Zustand gewahrt sein.

klärte, bei einer Zurückführung der Schädeldachknochen des *Ceratodus* auf Schuppen nicht nur nicht nöthig, sondern sogar unmöglich war.

Mag man die oberflächliche Lage der Seitenorgane (sie sind nur theilweise in Kanäle eingebettet), wie sie sich bei *Protopterus* und *Lepidosiren* findet, als eine ganz primitive Stufe, wie wir sie ähnlich bei *Chimaera* gewahrt finden, auffassen oder mag man sie mit SEMON (1901, p. 3—4) als das Verharren eines rudimentären Organes auf einer tieferen Entwickelungsstufe ansehen, die Thatsache, dass bei den Dipneumones die Lage eine ganz oberflächliche ist und dass die Organe niemals unter eine Schuppe tauchen, ist jedenfalls gesichert. Ich konnte das sowohl am ausgewachsenen *Protopterus* und *Lepidosiren* wie auch an einer Querschnittsserie eines *Protopterus* von 5,5 cm Länge mit schon stark entwickelter Beschuppung feststellen. An manchen Stellen lagerten die Endhügel eng den Schuppen auf; nirgends aber konnte ich eine Durchbohrung einer solchen beobachten. Ein eigentlicher Kanal besteht bei *Protopterus* nur streckenweise am Kopf (Textfig. 3), so namentlich in der Supraorbitallinie und der diese mit der Gabelstelle der Infraorbital- und Labiallinie verbindenden Strecke, sowie in dem zum Anfange der eigentlichen Seitenlinie [1]) führenden Theil.

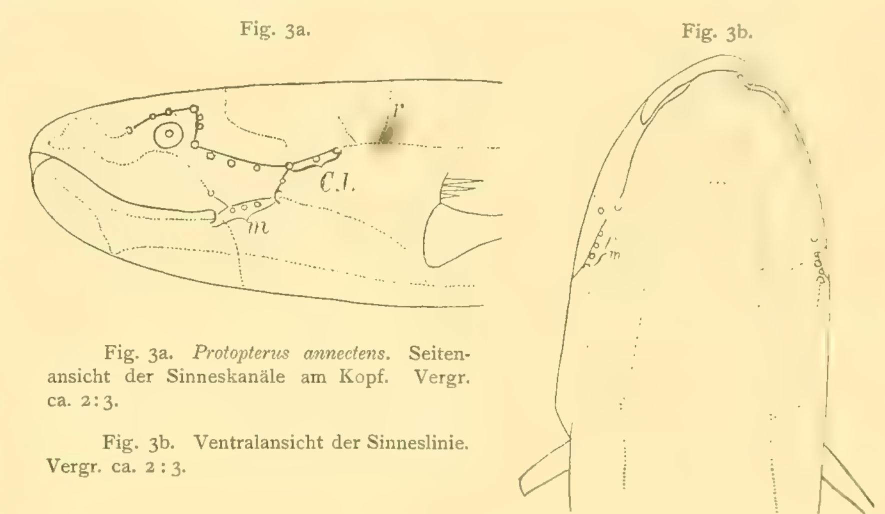


Fig. 3a. *Protopterus annectens*. Seitenansicht der Sinneskanäle am Kopf. Vergr. ca. 2:3.

Fig. 3b. Ventralansicht der Sinneslinie. Vergr. ca. 2:3.

Eine Beobachtung, die sich mir bei der Vergleichung von drei erwachsenen Exemplaren ergab, scheint mir dafür zu sprechen, dass diese Einbettung in die Kanäle nicht das primäre Verhalten, sondern vielmehr einen späteren Erwerb vorstellt. Beim *Protopterus* von 5,5 cm fand ich die Sinnesorgane alle oberflächlich. Bei einem Exemplar von ca. 41 cm Länge sind die Kanäle an den vorerwähnten Stellen schon ausgebildet. Auf der Strecke (*m* Textfig. 3) finden wir bei diesem Exemplar 5 Oeffnungen, auf der Strecke (*C.l*) 3 Oeffnungen. Bei einem Exemplar von ca. 52 cm Länge bestand in allem vollkommene Uebereinstimmung; nur war die Strecke (*m*) des Kanals verlängert und noch ein 6. Porus hinzugetreten. Ebenso verhielt sich die Strecke (*C.l*); hier hatte sich der Kanal caudalwärts ausgedehnt und dadurch der Linie (*r*) sehr bedeutend genähert, und es war noch eine 4. Oeffnung hinzugetreten. In der gleichen Weise konnte ich bei einem Exemplar von ca. 64 cm an den betreffenden Stellen 6 resp. 4 Oeffnungen nachweisen.

Finden wir bei den Dipneumones keine Kanäle oder doch nur in geringem Umfange entfaltete, so unterscheidet sich darin *Ceratodus* bedeutend. Schon VAN WIJHE hatte 1882, p. 93 u. 94, den Verlauf der Hauptkanäle beschrieben. Da er aber keine Abbildungen gab, sind seine Befunde so in Vergessenheit gerathen, dass selbst ein so genauer Kenner der Dipnoerliteratur wie R. SEMON 1901, p. 4 betreffs der Kanäle bemerkte: „Die Entscheidung, ob sie sich bei älteren Exemplaren von *Ceratodus* ausbilden, muss weiterer

---

1) Es sei bemerkt, dass ich bei *Protopterus* ausser der eigentlichen Seitenlinie noch zwei andere, eine dorsale und ventrale, in ganz ähnlicher Lagerung wie die von GÖLDI für *Lepidosiren* abgebildeten beobachtete, die auch ähnliche Verhältnisse wie die von SEMON (1901, p. 3 u. 4) bei *Ceratodus*-Embryonen beschriebenen erkennen lassen. Von diesen zeigt die ventrale, deren Anfang auf Textfiig. 3b sichtbar ist, einen ziemlich regelmässigen Verlauf, während die dorsale aus vielen einzelnen Stücken besteht, die nur unter der Rückenflosse ein linienähnliches Gebilde vorstellen.

Untersuchung vorbehalten werden.“ Ich habe das Sinneskanalsystem von *Ceratodus*, Taf. XL, XLI, Fig. 30 und Textfig. 4 abgebildet. Der wesentliche Unterschied von den Dipneumones besteht darin, dass Strecken des die Schuppen durchbohrenden Kanals unter deren caudalem Abschnitte liegen; nur der Supra- und Infraorbitalkanal sowie Mandibular- und Labialkanal befinden sich bis auf die am meisten caudale Strecke des erstgenannten direct unter der Haut, da hier die Schuppen fehlen. Die Vertheilung der im Gegensatz zu *Protopterus* nur aus geschlossenen Kanälen bestehenden Sinneslinien ist annähernd die gleiche wie bei den Dipneumones (vergl. Taf. XL, XLI, Fig. 30 und Textfig. 4 mit Textfig. 3 *a* u. *b*). Ein Unterschied scheint darin gegeben zu sein, dass, wie ich eine Vermuthung VAN WIJHE's, 1882, p. 93 bestätigend mit Sicherheit beobachten konnte, über dem Nasale eine Communication der beiderseitigen Supraorbitalkanäle stattfindet. Dagegen konnte ich eine Communication der beiderseitigen Kanäle der Unterlippe, von der VAN WIJHE (p. 94) spricht, nicht nachweisen, vielmehr nur eine solche mit dem Mandibularkanal (Taf. XXXIX, Fig. 30), womit sich *Ceratodus* in eine Linie mit den Dipneumones stellt.

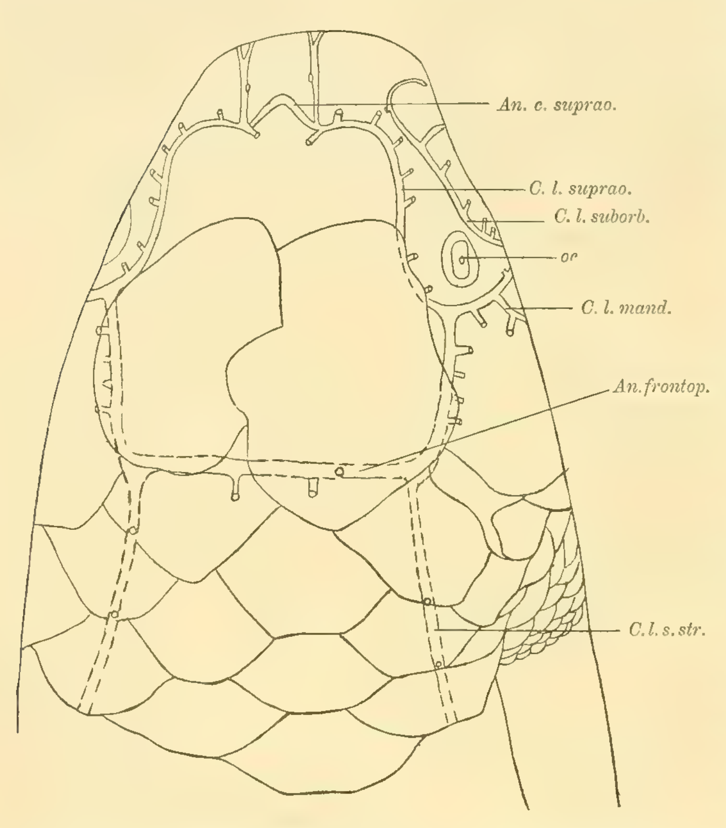


Fig. 4. *Ceratodus forsteri*. Sinneskanalsystem. Dorsalansicht. *An. c. suprao.* Anastomose der Supraorbitalkanäle, *C. l. suprao.* Canalis lateralis supraorbitalis, *C. l. mand.* Canalis lateralis mandibularis, *An. frontop.* Frontoparietale Anastomose, *C. l. s. str.* Canalis lat. sensu strictiori, *C. l. suborb.* Suborbitalkanal, *oc.* Auge. Nat. Gr.

Mit der Entwickelung eines unter der Haut liegenden Kanalsystems ist es auch zur Ausbildung zuführender Kanäle gekommen. Die Abgangsstellen der Primärkanälchen, die den „Unbranching tubes“ ALLIS (1889, p. 495) bei *Amia* entsprechen würden, wurden (Taf. XXXIX, Fig. 30 und Textfig. 4) abgebildet. Es ist jedoch, ebenso wie bei *Amia*, nicht bei der Ausbildung unverzweigter Kanäle geblieben, vielmehr kommt in ganz ähnlicher Weise wie bei *Amia* eine Verzweigung in eine grosse Zahl feinster Kanälchen zu Stande, über deren Bildung schon das Verhalten der Poren an der Oberfläche Aufschlüsse giebt. Den Verlauf der Entstehung zweier Poren aus einer Pore resp. zweier Kanälchen aus einem kann man in Taf. XL, XLI, Fig. 34, auf der verschiedene Stadien zusammengestellt wurden, erkennen. Schon mit blossem Auge, sehr gut aber mit schwacher Lupenvergrösserung erkennen wir in der Epidermis ein Loch, um das sich ein wenig erhabener, pigmentfreier Wall erhebt (1). Bei 2 ist die Oeffnung aus der runden in die ovale Form übergegangen. Stadium 3 zeigt ein Längsoval; der eine Umgrenzungswall buchtet sich etwas, das Oval in der Mitte seiner Längsaxe einengend, vor. In Stadium 4 sind von beiden Seiten solche Einbuchtungen erfolgt, so dass die längsovale Oeffnung Bisquitform angenommen hat. Stadium 5: die beiden eingebuchteten Wallstrecken haben sich gerade vereinigt. Stadium 6: vollkommene Verschmelzung; wir haben zwei vollkommen getrennte Poren vor uns, deren ur-

sprüngliche Zusammengehörigkeit sich nur noch durch die pigmentfreie Trennungsstrecke documentirt. Stadium 7: die beiden Poren sind weiter auseinandergerückt und durch eine Strecke pigmentirter Haut von einander getrennt. Man sieht, es besteht hier eine vollkommene Parallele zu der von Allis p. 466 u. 467 beschriebenen Bildung der Surface pores bei dem Ganoiden *Amia*. Auch der weitere Verlauf der Theilung ist bei *Ceratodus* und *Amia* ein so ähnlicher, dass ich hier nicht darauf einzugehen brauche; bemerkt sei nur, dass an manchen Stellen der Haut, so über den beiden grossen den Kopf bedeckenden Schuppen, neben den erwähnten mit blossem Auge sichtbaren Poren noch viel feinere, nur mit relativ starken Lupenvergrösserungen deutlich erkennbare Poren existiren (s. Taf. XL, XLI, Fig. 35). Die Zahl der Poren bei den einzelnen Individuen ist Schwankungen unterworfen, was ja leicht daraus verständlich wird, dass diese secundären Poren den jüngsten, noch in der Bildung begriffenen Bestandtheil des Kanalsystems vorstellen. Im Allgemeinen liegt die grössere Anzahl der über Schuppen befindlichen Poren lateral von einer durch die Längsaxe einer Schuppe gezogenen Linie.

Was nun die Lage des Hauptkanals selber zu den Schuppen anbetrifft, so befindet er sich, wie erwähnt, theilweise unter diesen. Es erhebt sich die Frage: wurde diese Lage erworben dadurch, dass Kanäle, die unter den Schuppen lagen, sich gegen diese so verschoben, dass sie sie durchbohrten und theilweise über sie geriethen [1]), oder lagen die Kanäle primär über den Schuppen und geriethen secundär unter diese, oder aber fand primär eine Umwachsung des Kanals durch die Schuppe statt?

Bei Bejahung der ersten Frage würde die Möglichkeit einer Mitnahme der Kanäle durch ehemalige Schuppen, die nach Hertwig's und anderer Ansicht die Belegknochen gebildet hätten, nicht abzuleugnen sein, und der Einwand van Wijhe's würde als kein unberechtigter erscheinen. Es dürften jedoch die thatsächlichen Befunde entschieden der zweiten Annahme das Wort reden. Es findet sich nämlich das Durchbohrungsloch nicht immer in der Mitte der Schuppenlängsaxe, und wenn man die verschiedenen Befunde ordnet, erhält man die in Textfig. 5 abgebildete Reihe [2]). Es kann nun diese Reihe sowohl im Sinne der ersten wie der zweiten Alternative Verwerthung finden. Eine weitere Beobachtung genügt jedoch, um die zweite Deutung zu sichern.

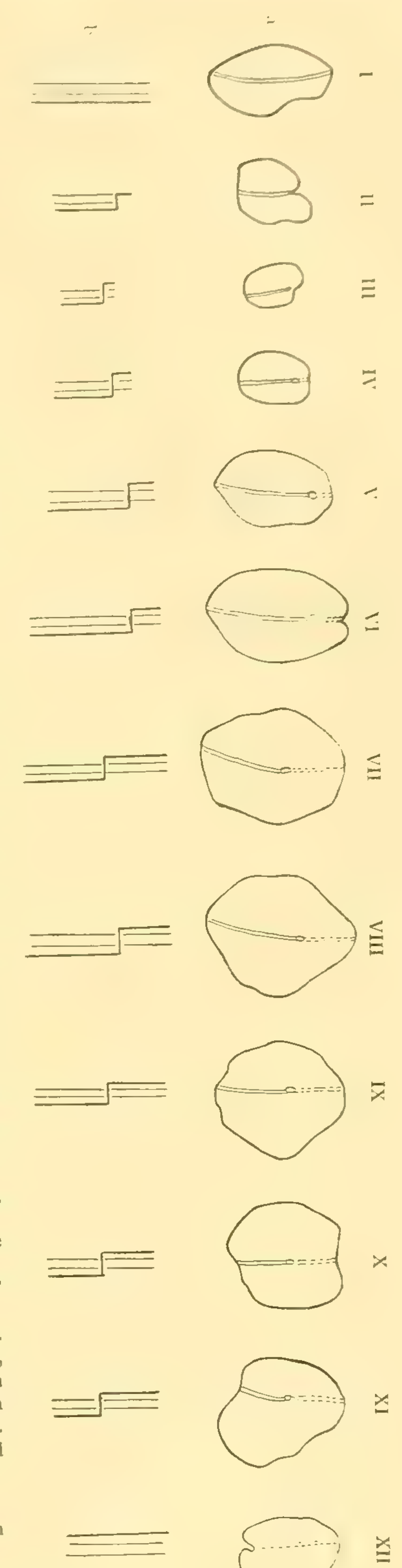


Fig. 5. I—XII *Ceratodus forsteri*. Verhalten der Sinneskanäle zu den Schuppen. I—VI nat. Gr., VII—XII ca. $^2/_5$ nat. Gr. a ist die Ansicht der Schuppen von oben, b ein Längsschnitt in der Mediane. Das stark ausgezogene kleine Oval stellt das Loch vor, durch das der Sinneskanal tritt. Die ausgezogenen parallelen Linien sollen den Verlauf des Kanales auf der Schuppe, die punktirten den unter der Schuppe andeuten. Das Hinterende der Schuppen ist nach unten gestellt. Die dicke Linie der Fig. b soll den Verlauf des Kanals veranschaulichen.

1) Es könnte ja eine solche Verschiebung zu Stande kommen, wenn Schuppen zur Schützung des Craniums in die Tiefe rückten.

2) Die Umrisse entsprechen genau den Originalen. Die zwei ersten Stadien sind aus dem Schwanztheil genommen, die folgenden vom Kopfe.

Es findet sich nämlich bei den von mir untersuchten Schuppen oral vom Durchbohrungskanal eine bald mehr, bald weniger deutliche Rinne, die meist bis zum Vorderrande der Schuppe verläuft, jedoch in ihrem caudalsten Abschnitt ihre grösste Tiefe erreicht (Taf. XL, XLI, Fig. 32, 33), sie entspricht der Auflagerung des Sinneskanals. Die starke Vertiefung in ihrem caudalsten, am Durchbohrungsloch gelegenen Theil giebt uns einen Wink, wie wir uns die Verlagerung des Kanals unter die Schuppe vorzustellen haben. Bei noch tieferem Einschneiden würde oral vom Durchbohrungsloch die Schuppensubstanz ganz schwinden können und so das Durchbohrungsloch unter Schliessung seines caudalen Theiles nach vorne verschoben werden. Fast in allen Fällen zeigt übrigens das Loch keine kreisförmige, sondern eine in der Längsrichtung ovale Contour [1]).

Bei der Bejahung der Alternative 1 müsste man auf der Unterseite der Schuppe Rinnenbildungen erwarten. Keines der von mir daraufhin untersuchten Exemplare gab davon auch nur die leiseste Andeutung zu erkennen. Es findet übrigens das oben angenommene Versinken des Kanals nicht nur oral vom Durchbohrungsloch, vielmehr auch in manchen Fällen am oralen Rande der Schuppe statt (Taf. XL, XLI, Fig. 33). Es erhellt aus diesen Beobachtungen, dass man bei *Ceratodus forsteri* eine Verlagerung der Sinneskanäle unter die Schuppe in einer lückenlosen Reihe nachweisen kann [2]). Und hieraus folgt, dass ein Kanal, der erst unter eine eventuelle zweite Generation [3]) von Schuppen zu wandern beginnt, nicht von einer eventuellen ersten hätte in die Tiefe genommen werden können. Der Process, durch welchen die bei den Dipneumones frei über den Schuppen liegenden Sinneslinien bei *C. forsteri* theilweise unter diese geriethen, hat hiermit noch nicht sein Ende erreicht. Wir müssen vielmehr annehmen, dass noch eine vollständige Verlagerung unter die Schuppen erfolgen kann. Von diesem Ziel ist unser recenter *C. forsteri* noch weit entfernt. Erreicht wurde dasselbe jedoch schon von *C. sturii* im Keuper, der, wie bereits erwähnt, schon ein viel höher differenzirtes Skelet besitzt als unser recenter Vertreter. Bei ihm wurden von Teller (Taf. I) Rinnen in den Knochen des Schädeldaches, die den gleichen Verlauf wie die Sinneskanäle von *C. forsteri* haben, nachgewiesen. Wenn übrigens Teller p. 32 sagt: „Bei *C. forsteri* dagegen liegen die Röhren, welche die Nervenhügel beherbergen, stets über dem Knochen lose in der Haut", so kann ich dem nicht ganz beistimmen, denn am „Dentary" von *C. forsteri* finde ich den Sinneskanal in Rinnen eingebettet (siehe darüber p. 110 [442]).

Diese Einlagerung der Sinneskanäle in die Schuppen darf man wohl als eine schutzverleihende Einrichtung, die sich im Kampf ums Dasein herausbildete, betrachten. Schon bei den Selachiern und Holocephalen finden wir Skeletbildungen zum Schutze der Kanäle auftreten. Auf solche Skeletelemente, die bei Dipnoern an Stellen sich finden, wo die Kanäle keine Schuppen zur Verfügung haben, werde ich im nächsten Abschnitt eingehen.

Aus den vorhergehenden Erörterungen ergiebt sich also, dass Angriffe auf Gegenbaur's und Hertwig's Theorie der Deckknochenbildung in den Verhältnissen der Sinneskanäle bei den Dipnoern keine

---

1) Ausser dieser oralen Rinne findet sich meist auch eine caudal vom Perforationskanal verlaufende (Taf. XL, XLI, Fig. 32, 33). So verlockend es wäre, sie als ein Ueberbleibsel aus einer Zeit, zu welcher der Kanal hier noch über diesem Theil der Schuppe lag, zu deuten, so ist dieses doch nicht möglich. Die Rinne enthält vielmehr den vom Durchbohrungsloch zu den Poren verlaufenden, sich gabelnden Zuführungskanal. In dessen, wenn auch nicht rein caudalem, so doch immer caudalwärts gerichtetem Verlauf darf man ebensowenig eine solche Reminiscenz sehen, da die physiologische Nothwendigkeit den Verlauf vollkommen erklärt. Ueberdies münden in Fällen, wo das Durchbohrungsloch nicht mit dem Hinterrande der vorderen Schuppe zusammenfällt, sondern caudal von ihm liegt, auch von dem nun unbedeckten Kanaltheil kurze Kanäle in dort befindlichen spärlichen Poren aus.

2) Es ist hierbei von geringerer Bedeutung, ob man sich diese Verschiebung in der Weise denkt, dass der Kanal die Schuppe durchschneidet, oder ob die Verlagerung dadurch eintritt, dass Wucherungen der Schuppe ihn umgeben. Der erste Factor dürfte wohl in Form einer engen Anlagerung die Bewegung einleiten, der zweite sie vollenden.

3) Nach Hertwig können an Stelle von Schuppen, die zur Knochenbildung verwendet wurden, neue auftreten.

Stütze finden. Aus anderen Gründen (vergl. p. 96 [428]) ist allerdings wenigstens für die recenten Dipnoer (p. 97 [429]) die Entstehung eines Theiles der Knochen aus Sehnenverknöcherungen anzunehmen.

Es erübrigt noch, kurz einen Blick auf die Verhältnisse bei *Ctenodus* zu werfen. Sind wir bei *Ceratodus sturii* über die Lage der Sinneskanäle zu Knochen und Schuppen im Klaren, so gilt das Gleiche nicht für seinen permischen Verwandten (*Ctenodus*). Hier bestehen, soweit ich die Literatur kenne, noch keine Angaben über die Lage der Sinneskanäle. A. Fritsch (1888, p. 84) sagt darüber: „Sehr interessant ist ein Schuppenfragment (Taf. LXXX, Fig. 12), das der Seitenlinie angehört. Dasselbe zeigt etwas hinter der Mitte eine ovale Erhöhung, die sich nach hinten in einen sich bald theilenden Kanal fortsetzt. Uebereinstimmend mit *Ceratodus* ist das Seitenorgan im hinteren Drittel der Schuppe gelagert, aber bei demselben habe ich nicht die gablige Theilung des Seitenkanals wahrnehmen können." Hierzu möchte ich bemerken, dass, wie ich p. 104, 105 [436, 437] zeigte, der Seitenkanal die Schuppen an ganz beliebigen Stellen ihrer Längsaxe durchbohren kann, dass er oral von der Durchbohrungsstelle über der Schuppe, caudal davon unter ihr verläuft. Trotzdem könnte man aber die von Fritsch beschriebenen Structuren als einen Theil des Seitenkanalsystems, freilich in anderem Sinne auffassen, und zwar würde der abgebildete gegabelte Kanal nicht dem eigentlichen Seitenkanal, sondern dem secundären zuführenden und reichlich gegabelten Kanalsystem von *Ceratodus* entsprechen. Hiermit wäre aber eine wichtige Instanz für die Beurtheilung der Stellung des *Ctenodus* zu *Ceratodus* gewonnen, denn es wäre hiermit gezeigt, dass der Seitenkanal von *Ctenodus* zum mindesten schon unter einem Theil der Schuppe (dem caudalen) lag; mithin wäre *Ctenodus* hierin nicht primitiver als *Ceratodus*. Ich muss nun allerdings gestehen, dass mir bei einer Besichtigung des Originales im Prager Museum sehr starke Zweifel aufgestiegen sind, ob wir es überhaupt hier mit einem Theil eines Sinneskanals zu thun haben. Der Erhaltungszustand ist ein so mangelhafter, dass hier ohne Vergleich mit weiterem Material überhaupt eine bestimmtere Deutung unzulässig erscheint.

Da nicht zu erwarten ist, dass so bald ein glücklicher Fund die Aufklärung bringen wird, andererseits aber die Frage der Lage der Sinneskanäle von phylogenetischer Bedeutung ist, muss der Versuch gemacht werden, die Frage auf einem anderen Wege zu beantworten.

Fritsch hat 1888 auf Taf. LXXV, Fig. 18, 19, 28, 31 mehrere Knochenstücke mit eigenthümlichen Kanälen abgebildet. Auf p. 74 äussert er für die Furchen des Knochens auf Taf. LXXV, Fig. 31, den er dem Dermomentale (Submandibulare) von *Ceratodus* vergleicht, die Ansicht, es seien Gefässfurchen. Nun sind die Rinnen des Submandibulare (Dermomentale), wie ich p. 110 [442] zeigen werde, Furchen von Sinneskanälen. Ohne darauf einzugehen, ob der Knochen Fig. 31 dem Submandibulare des *Ceratodus* homologisirbar ist, möchte ich bemerken, dass ich bei allen recenten Dipnoern nirgends für Gefässe oder Nerven grosse, langgezogene, weite Rinnen in den Deckknochen gebildet fand. Dagegen ergaben sich mir bei der Durchsicht des Prager *Ctenodus*-Materials keinerlei Gründe gegen die Zurückführung eines grossen Theiles der an den Deckknochen vorhandenen Rinnen auf Sinneskanäle. So fordern namentlich die erwähnten Figuren 28 und 31 auf Taf. LXXV (Fritsch) mit ihren 3 sich vereinigenden Kanälen zu einem Vergleich mit den Sinneskanälen des *Ceratodus* (siehe meine Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 6, und Taf. XL, XLI, Fig. 30) heraus; bei *Ctenodus* sind nur die Kanäle schon tiefer im Knochen eingebettet, theilweise schon umschlossen, was mit der stärkeren Verknöcherung des Schädeldaches dieses Dipnoers zusammenhängt. Von den übrigen durch Fritsch abgebildeten Knochen ist es namentlich die Fig. 6 seiner Taf. LXXIV, die über die Lage der Sinneskanäle Aufschluss giebt. Fritsch hat diesen Knochen centrale Schädelplatte genannt, und zwar mit Recht, denn, wie ich mich an dem Prager Material überzeugen konnte, keilt sich zwischen die vorne mehr oder minder in 2 Hörner ausgezogene Platte oral ein unpaarer Knochen ein, der als Nasale zu deuten ist. Diese theilweise Reconstruction des Schädeldaches von *Ctenodus* erhält nun eine Bestätigung bei Ver-

werthung der Furchen am hinteren Ende der erwähnten Fig. 6. Als plausible Deutung für diese Rinnen, von denen eine quer zur Längsaxe verläuft, während 3 andere, unter rechtem Winkel von ihr abgehend, caudal verlaufen, kann ich nur diejenige als Sinneskanalfurchen geben. Betrachten wir zunächst die zur Längsaxe des Knochens quergerichtete Rinne, so sehen wir, dass bei *Ceratodus forsteri* (Textfig. 4) über den hinteren Theil des Frontoparietale ein ganz gleich gerichteter Kanal hinzieht. Freilich bringt er auf dem Knochen keinerlei Vertiefung hervor, bemerkenswerth bleibt aber doch, dass gerade an dieser Stelle bei *Ceratodus forsteri* der Kanal schon ganz unter den Schuppen liegt. Auch die Verhältnisse bei dem triassischen *Ceratodus sturii* (Teller, Taf. IV, Fig. 1) stehen hiermit aufs beste im Einklang: auch hier ist gerade auf dem medianen Theil des Frontoparietale der Eindruck des Sinneskanals am tiefsten. Von den 3 caudal abgehenden Rinnen des *Ctenodus* jedoch finden wir bei letzterem nichts; hier giebt der recente *Ceratodus* die Erklärung. Auf Textfig. 4 sieht man von der Quercommissur caudal abgehende Primärkanälchen p. 104 [436] (dass diese Kanälchen caudal verlaufen, fand ich sehr häufig, doch kommt auch ein Verlauf direct nach oben oder vorn vor). Bei *Ceratodus sturii* nun ist die Einbettung des Kanalsystems in die Knochen noch keine so weitgehende, dass auch diese Primärkanälchen, die ihm wohl bestimmt zukamen, betroffen worden wären. Bei *Ctenodus* dagegen scheint theilweise eine solche Einlagerung der mit dem successiven Tieferrücken [1]) der Hauptkanäle immer länger werdenden Primärkanäle eingetreten zu sein; daher die 3 caudal gerichteten Furchen.

In dem reichen Material der Prager Sammlung befinden sich noch manche unbeschriebene Stücke, die Rinnen und Kanäle der Sinneslinien im Knochen zeigen. Es würde zu weit führen, hier näher darauf einzugehen; das hier Gegebene dürfte genügen, um zu zeigen, dass dem perm-carbonischen Dipnoer ein Sinneskanalsystem zukam, das schon weit innigere Beziehungen zum Knochenskelet aufweist als das des recenten. *Ceratodus sturii* nimmt eine Mittelstellung ein. Ueber die peripheren Theile des Kanalsystems kann vielleicht das von Fritsch (Taf. LXXV, Fig. 14) abgebildete Stück Aufklärung geben. Mit blossem Auge gesehen erinnert dieses (auch wegen seiner geringen Dicke) sehr an eine Schuppe mit Sinneskanaleindruck; leider nahm ich keine genauere mikroskopische Untersuchung vor.

Die Deckungsverhältnisse der Schuppen am *Ceratodus*-Kopf sind sehr mannigfaltig. Die Verschiedenheit beruht auf der starken Aus- und andererseits Rückbildung der einzelnen Schuppen.

Neben den beiden mächtigen Vorderschuppen (Taf. XL, XLI, Fig. 31 und Textfig. 4) finden sich ganz kleine rudimentäre Gebilde am Kopf. Am Rumpfe finden wir diese grossen Unterschiede nicht.

Ausser den Schwankungen der Grösse ist namentlich das Auftreten von Verwachsungen bemerkenswerth, welches meines Wissens noch bei keinem Fisch mit Cycloidschuppen constatirt wurde.

Bei manchen Exemplaren findet man die beiden grossen Vorderschuppen (Textfig. 4) noch vollkommen von einander getrennt, an einem Exemplar (Taf. XL, XLI, Fig. 31a) beobachtete ich den Beginn einer Verwachsung, und bei einem weiteren (Taf. XL, XLI, Fig. 31b) war eine solche schon auf eine ziemlich bedeutende Strecke hin eingetreten. Man kann in diesen Fällen wohl eine Stütze für O. Hertwig's Theorie der Belegknochen sehen, denn man wird bei Knochen, die keine Anzeichen einer primären Verschmelzung aus Schuppen mehr zeigen, aus diesem Fehlen einer Naht keinen Grund gegen die Annahme einer Entstehung aus mehreren Schuppen sehen dürfen, da bei den Dipnoern die Schuppen ohne Nähte verschmelzen.

Es wurde im Obigen von 2 grossen Vorderschuppen gesprochen. Diese finden sich bei allen von mir untersuchten Exemplaren; sie sind zu constanten Skeletgebilden geworden. Auch das übrige

1) Bei dieser Einbettung der Sinneskanäle wird auch der Knochen durch sein Dickenwachsthum eine Rolle gespielt haben.

Schuppenkleid des Kopfes ist bei verschiedenen Individuen sehr ähnlich beschaffen. Freilich ist die Constanz der Lage der einzelnen Gebilde nicht in dem Maasse bewahrt wie bei den Sinneskanälen. Neben den Verschiebungen fällt auf, dass die Deckungsverhältnisse der beiden Vorderschuppen verschieden sind: während in Fig. 31b die rechte die linke deckt, ist in Textfig. 4 zum Theil eine umgekehrte Deckung eingetreten [1]). Wie die Beschuppung bei *C. sturii* beschaffen war, darüber sind wir leider ganz im Unklaren; ob etwa der stärkeren Verknöcherung der Schädelkapsel eine geringere Ausbildung der Kopfschuppen entsprochen hat, das ist offene Frage.

Die Beschuppung der Dipneumones zeigt einen primitiveren Charakter; an Stelle der weitgehenden Differenzirung finden wir hier eine relative Indifferenz. Die Schuppen zeigen im Allgemeinen keine bedeutenden Schwankungen der Grösse, und hiermit Hand in Hand gehen regelmässige Deckungsverhältnisse; der geringeren Grösse entspricht eine höhere Anzahl als bei *Ceratodus*. Auffällig ist es, dass bei *Lepidosiren* die Schuppen am Kopfe successive eine Drehung nach vorne eingehen (Textfig. 6); da die Schuppen tief unter der Oberfläche liegen, erwachsen hierdurch keine Nachtheile; hoffentlich wird die Ontogenese des *Lepidosiren* dieses auffällige Verhalten aufklären [2]). Diese merkwürdigen Verhältnisse wurden meines Wissens von Niemand berücksichtigt, obwohl doch die erste Beschreibung von NATTERER, 1840, Taf. X, Fig. 1 die Verhältnisse im Wesentlichen richtig wiedergiebt.

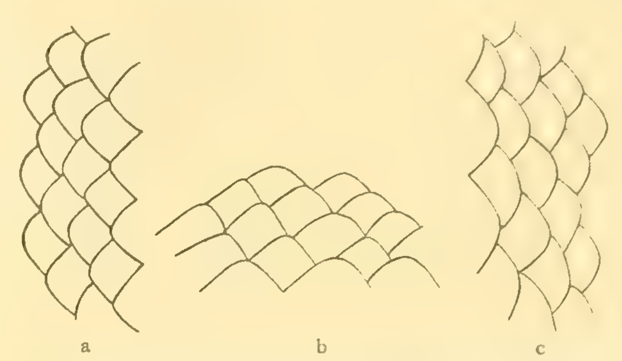


Fig. 6. *Lepidosiren paradoxa*. a Deckungsverhältnisse der Schuppen auf Kopf und Intermandibularraum, b Deckungsverhältnisse in der Höhe der Opercularspalte, c Deckungsverhältnisse in caudal hiervon gelegenen Gebieten.

III. Die Bedeutung der Sinneskanäle für das Auftreten von Verknöcherungen.

Es wurde im Vorhergehenden erwähnt, dass der Sinneskanal in Fällen, wo die mangelnde Beschuppung einen Schutz von dieser Seite ausschliesst, in anderen Einrichtungen Ersatz findet.

a) Kleinere Verknöcherungen.

Dieser Schutz wird erreicht durch eigens für den Sinneskanal auftretende Verknöcherungen (vergl. K. FÜRBRINGER, l. c. p. 407). Ich fand diese Verknöcherungen an dem sehr exponirt liegenden, von Schuppen nicht bedeckten Mandibularkanal des *Ceratodus*. Ich bilde sie (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 5; Taf. XL, XLI, Fig. 30) ab. Es sind eine Anzahl gesonderter Verknöcherungen. Bei einem Exemplar zählte ich 11; bei einem anderen lagen auf der mandibularen Strecke (Taf. XL, XLI, Fig. 30) genau so viele Verknöcherungen wie auf dem Fig. 30 abgebildeten. Die Verknöcherungen erstrecken sich über die ganze Länge des Kanals von der Abgangsstelle vom Suborbitalkanal bis zum Abgang der Anastomose zum Unterlippenkanal. Die erste Verknöcherung von oben erreicht die grösste Ausdehnung. Die auf der Unterseite des Unterkiefers

1) Diese verschiedenen Deckungsverhältnisse könnten, falls wir es hier nicht mit während der ontogenetischen Entwickelung der Schuppen aufgetretenen Varianten zu thun haben, den Verdacht hervorrufen, dass die beiden Schuppen verschiedener Individuen einander nicht homolog im Sinne der „Homogeny" LANKESTER's sind, sondern dass unabhängig bei verschiedenen Individuen nicht homologe Schuppen die gleiche Lage und Grösse erwarben. Ob wir es hier demnach mit einer „Homoplasy" (LANKESTER) zu thun haben, das können nur künftige Untersuchungen entscheiden.

2) Bei *Gyrodus macrophthalmus* (vergl. ZITTEL, 1895, Fig. 1520) scheinen nicht ganz unähnliche Verhältnisse zu bestehen. Allerdings sind hier die Schuppen mit ihrem freien Rand nicht direct nach vorne gerichtet; es ist keine Drehung um 180° eingetreten.

gelegenen sind ziemlich unbedeutend, die caudalsten gewöhnlich am schwächsten ausgebildet; nur das oralste erreicht bei allen untersuchten Exemplaren einen ansehnlichen Umfang.

Die kleineren liegen meist in der unteren Wandung des Kanals selber, bei dessen Eröffnung durchscheinend und so noch ihre Entstehung bekundend. Die grösseren dagegen liegen unter dem Kanal und umfassen diesen schon theilweise. Am mächtigsten ist von den ventralen, wie gesagt, der oralste Knochen ausgebildet; dieser steht fast stets in unmittelbarem Zusammenhang mit dem „Dentary" (Huxley), und auf dieses setzt sich der Kanal in gleicher Weise, in dort vorhandenen Rinnen liegend, fort.

b) Submandibulare (Dentary).

Die Structur und sonstige Beschaffenheit dieses „Dentary" ist genau die gleiche wie die der Sinneskanalverknöcherung und unterscheidet sich bedeutend von dem inneren Belegknochen (Spleniale), von dessen spongiöser Structur es keine Andeutung zeigt. Es überlagert bei *Ceratodus* diesen Belegknochen der Mandibula ebenso wie manchmal den äusseren, ein Umstand, der auch für die Annahme einer secundären Genese günstig ist.

Ich stehe nicht an, dieses „Dentary" (Huxley) als eine Verknöcherung im Dienste der Sinneskanäle zu deuten.

Der Grund dafür, dass diese Verknöcherung gerade am Vorderende des Unterkiefers so mächtig auftritt, liegt darin, dass hier die beiden anderen, dem Meckel'schen Knorpel Schutz verleihenden Knochen ihr Ende erreichen und dieser Knorpel in eine dünne Lamelle, den „lower labial" Günther's, ausgezogen ist. Dieser dünne Knorpel konnte natürlich keinen genügenden Schutz und Stütze für die Unterlippe und den mandibularen Sinneskanal abgeben, der gerade hier noch durch zwei wichtige Anastomosen, die auch ihre Rinnen im „Dentary" hinterlassen (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 6; Taf. XL, XLI, Fig. 30), sich auszeichnet. Diese Rinnen, welche auf einer Abbildung von Fritsch sichtbar sind, wurden von Teller (1891, p. 21) für zufällige Gefässeindrücke gehalten, was nicht zutrifft. Ich fand dieselben bei sämmtlichen 6 von mir untersuchten Exemplaren von *C. forsteri*; ob solche Rinnen auch *C. sturii* zukamen, kann ich ohne eigene Kenntniss des Originales nicht entscheiden.

In dem Auftreten einer Verknöcherung wurde eine Stütze geschaffen, wie wir sie ja im ganzen Verlaufe des Mandibularkanals finden. Dass jedoch diese oralen Verknöcherurgen sich zu einer höheren Dignität erhoben, beruht, abgesehen von der Verzweigung des Systems an dieser Stelle, allein auf ihrer exponirteren Lage; zugleich mit der Stützung und Beschützung des Sinneskanals wurde sie auch eine Stütze des Knorpels, und so finden wir diesen noch in einer zusammenhängenden Lamelle vorhanden, wo er bei den Dipneumones, die dieses Knochens entbehren, nur aus einzelnen Fortsätzen besteht. Den Umstand, dass dieser Knochen nach Fritsch bei älteren Exemplaren von *C. forsteri* mit dem äusseren Belegknochen der Mandibula verschmilzt, kann ich durchaus nicht wie Teller p. 18 als einen gegen die secundäre Entstehung des Knochens sprechenden ansehen, denn die Verschmelzung ist bei jüngeren Thieren nicht vorhanden, demnach secundär. Ich konnte eine solche Verschmelzung bei keinem der von mir untersuchten Exemplare nachweisen.

Dieses „Dentale" wurde von Günther 1871 übersehen. Huxley 1876 sprach sich p. 34 mit grösster Bestimmtheit dafür aus, dass der Knochen ein Dentale repräsentire. Miall 1878 spricht auch von einem Dentary. Van Wijhe verwirft 1882 p. 92 wohl mit vollkommener Berechtigung die Deutung als Dentale, setzt dafür aber den Namen Praedentale. Fritsch 1888 hält ihn für eine oberflächliche Hautverknöcherung und bezeichnet ihn als Dermomentale. Bridge, 1898, p. 355, erwähnt nur die Ansicht Huxley's. Jaquet 1899 handelt überhaupt nicht über den Knochen.

Nachdem die Entstehung aus einer Verknöcherung des Sinneskanals wahrscheinlich geworden, wird man die Homologisirung von HUXLEY fallen lassen und ebenso auch die Bezeichnung Praedentale[1]) VAN WIJHE's. Da man hier einen Knochen ganz eigenartiger Genese, wie er sich meines Wissens am Unterkiefer keines anderen Fisches findet, vor sich hat, ist dieser mit einem neuen Namen zu belegen. Als solchen möchte ich, da er noch nicht für andere Knochen vergeben ist, den Namen Submandibulare vorschlagen. Auch ohne die Kenntniss der von den anderen Unterkieferknochen verschiedenen Genese des Submandibulare musste es auffallen, dass ein Dentale eine Lage haben sollte, die von der der übrigen Fische so stark abweiche (siehe auch VAN WIJHE, p. 92), namentlich aber, dass die nahe verwandten Dipneumones eines so wichtigen Skelettheiles vollkommen entbehren sollten. Bei der neuen Deutung erklärt sich dieses Fehlen bei *Protopterus* und *Lepidosiren* auf das einfachste; mit ihren ganz oberflächlichen, gerade an den betreffenden Stellen noch nicht einmal zu Kanälen ausgebildeten Sinnesorganen konnten sie gar nicht einen solchen Knochen ausbilden. Bei *Ceratodus sturii* mit seinem wohlausgebildeten Kanalsystem dagegen ist der Knochen vorhanden, ganz ähnlich an Gestalt und Lage (TELLER, Taf. III, Fig. 7), offenbar aber auch wie die anderen Schädelknochen dieser Species schon stärker ausgebildet als bei *C. forsteri*.

Indem ich diesen Knochentheil auf Verknöcherungen, die von Sinneskanälen herrühren, zurückführe, gerathe ich in Widerspruch mit den Anschauungen, die 1901 R. SEMON in seiner wichtigen Arbeit über die Zahnentwickelung des *Ceratodus forsteri* äusserte. Auf p. 122 lässt dieser Forscher die Zahnreihe x_1—x_5 seiner Fig. B, Taf. CXVI diesen Knochen bilden. Wenn man aber nun die Lage der beiden auf einander bezogenen Elemente vergleicht, so ergiebt sich, dass der Knochen genau ventral vom MECKEL'schen Knorpel liegt, die Zahnanlagen jedoch, wie ich mich selbst an den dem Münchener Zoologischen Institut gehörigen Serien von *Ceratodus*-Embryonen, deren eines ungefähr SEMON's Stadium 48 entsprach, das andere noch jünger war, sowie an den Herrn Prof. SEMON gehörigen Serien, deren Benutzung mir dieser gütigst gestattete, überzeugen konnte, genau dorsal vom Knorpel liegen (vergl. Taf. XL, XLI, Fig. 37).

Man könnte ja annehmen, dass der Zahncomplex secundär um den Knorpel herumwanderte, etwa wie die Selachierzähne von der Innenseite der Mandibel bis auf deren Aussenseite rücken können. Dieses scheint mir aber fürs erste nicht bewiesen, und die Verhältnisse an Erwachsenen dürften einer solchen Annahme keineswegs günstig sein. Ein Herumwandern auf der medialen Seite des Knorpels ist wohl von Anfang an durch die dort entfalteten Anlagen der opercularen Zähne ausgeschlossen; beim Erwachsenen erstreckt sich dieses Operculare bis zur Symphyse, an deren caudalem Rande es ca. $^1/_2$ cm breit sichtbar, am Vorderrande von dem strittigen Submandibulare überdeckt ist. An der lateralen Seite aber dürfte ein Herumwandern durch die Entwickelung des lateralen mandibularen Knochens, den es überdies in manchen Fällen am Rande deckt, unmöglich sein. Es bleibt demnach nur noch die Möglichkeit eines Herumwanderns um den Vorderrand der Symphyse übrig. Abgesehen davon, dass es physiologisch nicht leicht denkbar ist, dass ein zahntragender Knochen eine so günstige Lage in der Mundhöhle mit einer an der Unterfläche der Mandibel vertauschen sollte, scheint mir auch anatomisch eine solche Annahme den allergrössten Schwierigkeiten zu begegnen. Bei einem Exemplar von ca. 80 cm Länge fand ich den knorpligen Vorderrand des Unterkiefers sich um einen Centimeter weiter oralwärts erstrecken, als den Vorderrand des strittigen Knochens. Selbst wenn man annimmt, die knorplige Symphyse wachse secundär oralwärts aus, dürfte die Vorstellung von einem Herumwandern nicht viel an Wahrscheinlichkeit gewinnen. Ich muss unter diesen Umständen, wenn die Zahnanlagen x_1—x_5 nicht mit den übrigen Anlagen des Spleniale verschmelzen, eine secundäre

1) Von einem Praedentale darf man hier nicht sprechen, da die beiden anderen Knochen der Mandibula mit denen der Teleostier und Ganoiden, bei denen das Wort Dentale angewendet wurde, fürs erste nicht homologisirbar sind. Namentlich kann ich einer Homologisirung des Knochens von *Ceratodus* mit dem vorderen Theil des Dentale von *Polypterus* bei dem so verschiedenen Bau des Kieferapparates beider Fische keineswegs zustimmen. Durch das Wort Dermomentale wird man zu dem Gedanken verleitet, man hätte es hier mit einem gewöhnlichen Belegknochen zu thun.

Reduction, wie sie ja von Semon auch für die Zahnanlage *y* angenommen wird, für wahrscheinlicher halten, als ihre Verwerthung für den Aufbau des „Dentary". Die im Vergleich mit den „Opercularzähnen" äusserst geringe Entwickelung der Knochensubstanz dieser Zahnanlagen in Stadium 48 ist dieser Annahme nicht ungünstig. Ferner scheint mir gegen die Deutung Semon's zu sprechen, dass die spongiöse Knochenstructur, die wir an den aus Zähnen entstehenden Knochen, dem Pterygopalatinum und Spleniale, finden, fehlt. Bei den Dipneumones, welchen der strittige Knochen abgeht, müsste ohnehin eine Concrescenz oder eine Rückbildung angenommen werden.

So möchte ich, bis nicht ältere Stadien von *Ceratodus*-Embryonen eine secundäre weitgehende Verschiebung dieser Zahnanlagen nachweisen, an der oben gegebenen Deutung, auf die ich schon Anat. Anz., Bd. XXIV, p. 407 kurz hinwies, festhalten.

Ich will nicht in Abrede stellen, dass bei *Dipterus*, falls dessen Verwandtschaft mit den recenten Dipnoern nachzuweisen sein sollte [1]), zahntragende Elemente am Aufbau des „Dentary" (?) mitgewirkt haben können. Traquair (1878 p. 8) giebt an, dass das Dentary an seinem oberen Rande (Taf. III, Fig. 3) Zähne trage. Ich muss jedoch diesen Zustand des „Dentary" (?) bei *Dipterus* für einen minder primitiven halten als bei *Ceratodus*. Denn von einer Anlage aus zwei Hälften, wie sie *Ceratodus* zeigt, ist Taf. III, Fig. 3 nicht die leiseste Andeutung vorhanden. Und man darf wohl mit demselben Rechte wie eine Verschmelzung der beiderseitigen Hälften auch eine Verschmelzung eines zahntragenden dorsalen Stückes mit dem übrigen, eine andere Genese zeigenden Knochen annehmen. Die enge Beziehung dieses „Dentary" (?) zum Sinneskanal scheint auch bei *Dipterus* vorhanden zu sein; ich kann wenigstens nach Traquair's, Taf. III, Fig. 3 die in diesem Knochen vorhandenen Rinnen ihrer Lage nach nur als solche von Sinneskanälen deuten.

Auch bei *Ctenodus* sollen nach Fritsch, Taf. LXXV, Fig. 31, dem Submandibulare entsprechende Knochenplatten mit Rinnen vorhanden sein. Uebrigens braucht dieser Knochen (Fritsch, Taf. LXXV, Fig. 31) nicht nothwendiger Weise den Submandibulare homolog zu sein. Einen Knochen mit einem dreischenkligen Sinneskanal müssten wir an der Stelle der Theilung des Hauptsinneskanals in den Mandibular- und den Supraorbitalkanal erwarten (siehe Textfig. 4, p. 436, 104). Hier aber liegt bei *Ceratodus* der von mir p. 113 [445] zu besprechende Postorbitalknochen (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1, 5). Dieser nun zeigt, wie auf der Figur sichtbar, schon die Spuren einer engen Anlagerung des oberen Theiles des Mandibularkanals, und die Gabelstelle des Hauptkanals in Supraorbital- und Mandibularkanal findet über seiner oberen hinteren Ecke statt. Es kann uns also nicht wundern, wenn wir diese Anlagerung bei *Ctenodus* gerade schon hier einen sehr hohen Grad erreichen sehen. In der That, betrachten wir das von Fritsch Taf. LXXX b wiedergegebene Skelet von *Ctenodus tardus*, so scheint hier wirklich (5) in der Lage des Postorbitale ein Knochen mit 3 Kanälen zu liegen. Auch hier (p. 93) deutet Fritsch sie aber nicht als Sinneskanäle.

c) Suborbitalia und Postorbitale.

Ausser dem Submandibulare fehlt den Dipneumones nur noch ein zweiter Knochen oder vielmehr Knochencomplex des *Ceratodus*, die Suborbitalia. Schon dieses Fehlen bei den nahe verwandten Gruppen muss gegenüber einem Versuche, diese Knochen in eine Linie mit der Mehrzahl der anderen Deckknochen zu stellen, verdächtig erscheinen. Noch mehr aber steigert sich dieser Verdacht, wenn wir diese Gebilde bei *Ceratodus* in einer Lage, die von den Suborbitalia anderer Fische abweicht, beobachten und auch ihre Zahl nicht constant finden. So giebt Günther für *C. forsteri* nur 3 an. Jaquet übersieht sie. Huxley erwähnt 1876 p. 38 deren 3. Ein vierter hinterer (Postorbitale) wird auf Fig. 7 als „separate ossification on the

---

1) Die Homologie seiner Schädelknochen mit denen der recenten Dipnoer erscheint mir noch fraglich.

left side" angegeben. Auf der rechten Seite soll er nicht bestehen. Ich fand an den 4 daraufhin untersuchten Exemplaren diesen letzteren Knochen beiderseitig constant, kann daher HUXLEY's Ausspruch p. 38: „Doubtless these bones [1]) are subject to much individual variation" nur auf seine Gestalt, nicht auf die Frage, ob er überhaupt stets vorhanden sei, beziehen. MIALL (1878, Taf. Ia, Fig. 2 u. 3) giebt nur ein Postorbitale an. VAN WIJHE (1882, p. 93) erwähnt 3 Suborbitalia, BRIDGE (1898, p. 355) 4. Ich selber fand bei einem Exemplar mit Einschluss des Postorbitale 5, wie BRÜHL; bei einem anderen (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 12) nur 4. Solche Inconstanzen der Zahl fanden sich auch bei den Skeletelementen des mandibularen Kanales. Mit diesen theilen die Suborbitalknochen auch die tiefe Rinne, in welche der Suborbitalknochen sich legt. Man kann direct die Suborbitalknochen als Rinnen für den Suborbitalkanal auffassen; die Lateralisäste des Facialis, die sich zu ihm begeben, durchbohren diese Knochen. Ich möchte daher auch diesen Knochencomplex als einen von Sinneskanalverknöcherungen sich herleitenden ansehen, der hier bei der Ueberbrückung der Orbita für den Kanal von grösster Bedeutung sein musste. Dass diese Knochen eine höhere Ausbildung durch secundäre Beziehungen zum Auge erhielten, ist möglich. Das Fehlen bei den Dipneumones erklärt sich nun auch wieder auf das einfachste; die oberflächliche Lage ihrer Kanäle schloss hier die Verknöcherung aus, zum Schutze des Auges dagegen wären die Knochen bei letzteren, zum mindesten bei *Protopterus* wohl ebenso wichtig gewesen. Auch der Knochen *po*, Postorbitale (MIALL) bei *Ceratodus*, welcher den Dipneumones fehlt, findet nun seine Erklärung. Er ist auch als eine solche Sinneskanalverknöcherung zu deuten, die durch ihre Beziehungen zu einer Gabelstelle des Sinneskanals (ähnlich wie das Submandibulare) und durch den Anschluss an das Cranium zu höherer Bedeutung gelangte. In dem von mir auf Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 5 abgebildeten Fall ist diese bei anderen Exemplaren vollkommene Einbeziehung in das Schädeldach erst eingeleitet; wir finden noch einen grossen ventralen Abschnitt frei. Ich sehe hiermit in diesem Knochen einen neuaufgetretenen, nicht aber wie BRIDGE (1898, p. 355) Reste einer supraorbitalen Reihe von Knochen. JAQUET (1899, Taf. XLVII, Fig. 136; Taf. XLIX, Fig. 148) giebt diesen Postorbitalknochen als Lamina tympanica an und behauptet (p. 258), GÜNTHER habe diesen Knochen so gedeutet. Dieses ist jedoch nicht der Fall. GÜNTHER hat vielmehr den dorsalen Theil des Squamosum als solche bezeichnet. Im Einklang mit meinen Anschauungen kommen diese Verknöcherungen auch bei *Ceratodus sturii* (vergl. TELLER, 1891, p. 16) vor.

d) Bedeutung der Sinneskanalverknöcherungen der Dipnoer.

Durch den Nachweis von Verknöcherungen der Sinneskanäle bei einem Dipnoer tritt diese Klasse hierin in eine Parallele zu den anderen Fischklassen. Schon bei den Selachiern und Holocephalen beobachtete ich wie andere Forscher Schutzbildungen für dieselben, theils knorpliger Art, theils von festem Bindegewebe gebildet. Bei den Ganoiden ist namentlich durch die Arbeit von ALLIS 1889 bei *Amia* gezeigt worden, einen wie grossen Einfluss das Sinneskanalsystem auf die Ausbildung der Knochen hatte. Für die Teleostier waren es besonders die Arbeiten VROLIK's, SAGEMEHL's und MC MURRICH's, welche die Bedeutung des Sinneskanalsystems für die Knochenbildung hervorhoben.

Die obigen Ausführungen zeigen, dass ein solcher Einfluss auch bei den Dipnoern besteht, der so weit reichen kann, dass es zur Ausbildung eines so ansehnlichen Knochens, wie des Submandibulare, kommt. Zugleich jedoch zeigen meine Untersuchungen (Abschnitt 1—3), dass von einer weitgehenden Betheiligung der Sinneskanalverknöcherung am Aufbau des Cranium keine Rede sein kann. Ausser den hier besprochenen Knochen verdanken bei *Ceratodus* keine anderen ihre Entstehung den Sinneskanälen und es stellen sich dadurch die Dipnoer in einen scharfen Gegensatz zu gewissen Ganoiden und Teleostiern.

1) Die Postorbitalia.

IV. Die Genese des „Occipitale laterale“ nebst Bemerkungen über den Aufbau des Occipitalabschnittes des Cranium.

Der von PETERS so bezeichnete Knochen wurde von BISCHOFF und HYRTL bei *Lepidosiren* seitliches Hinterhauptbein genannt, bei *Protopterus* von MIALL Exoccipitale, von WIEDERSHEIM 1880 Supraoccipitale, 1902 Occipitale laterale, von GEGENBAUR 1898 Occipitale laterale, von BRIDGE Exoccipitale, von JAQUET Supraoccipitale. Bei *Ceratodus* wurde es von GÜNTHER übersehen und erst von HUXLEY entdeckt (Exoccipitale). Von späteren Untersuchern beobachtete ihn nur BRIDGE wieder; die neueste Arbeit, die von JAQUET 1899, schweigt von ihm.

BRIDGE (1898, p. 353) trennt diesen Knochen, den er Exoccipital nennt, scharf von allen anderen Knochen des *Ceratodus*, indem er ihn als endochondralen den Belegknochen gegenüberstellt: „The only endochondrial bones in *Ceratodus* are the two exoccipitals.“

a) Das „Occipitale laterale“ ein Neuralbogen.

Es wird hiermit von BRIDGE zum ersten Mal auf die Genese dieses Knochens eingegangen, denn alle früheren Forscher, selbst HUXLEY und WIEDERSHEIM, erwähnen den Knochen nur kurz bei *Ceratodus* resp. *Protopterus*. Ich kann mich jedoch mit dieser Deutung BRIDGE's nicht einverstanden erklären; auch geht sie auf die durchaus verschiedene Ausbildung dieser Knochen bei den Dipneumones nicht ein. Ich untersuchte die Occipitalgegend der drei Dipnoer aufs neue und gebe Ansichten davon auf Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 7—11.

Bei *Ceratodus* stellt das Occipitale laterale eine hohle, mit Knorpel erfüllte Knochenröhre vor, die genau einer Neurophyse entspricht. Nur verbinden sich die beiderseitigen nicht dorsal, sondern verlaufen in medioventral-dorsolateraler Richtung. Die Lage über der Chorda ist ganz die gleiche wie die der Neuralbogen. Wie bei diesen ist das Occipitale laterale an seinem ventralen und dorsalen Ende stark angeschwollen, in seinem mittleren engeren Theile durch und durch verknöchert. Nur die Lage hat insofern eine Veränderung erlitten, als die Neurapophysen der Wirbel in caudo-dorsaler Richtung geneigt sind, während bei den Occipitalia lateralia eher eine umgekehrte Lagerung in rostro-dorsaler Richtung zu constatiren ist (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 7). Die Dicke des primordialen Knorpelinhaltes des Knochens ist fast die gleiche wie die der folgenden Neurapophysen. Die bedeutendere Mächtigkeit der Occipitalia lateralia ist vornehmlich durch Verdickung der Knochenscheide zu Stande gekommen. Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 8 zeigt diese Verdickung noch nicht; überhaupt ist hier die Uebereinstimmung der Occipitalia lateralia mit Neuralbogen noch eine complete. Taf. XXXVII, Fig. 9 stellt einen abweichenden Fall vor; hier ist nicht nur die Verdickung eine sehr starke, sondern es wird auch noch der Anschein erweckt, als ob eine Drehung des dorsalen gegen den ventralen Theil eingetreten wäre, und die kreisrunde Form des Querschnittes hat einem in der Längsaxe ausgezogenen Oval Platz gemacht.

Letzterer Befund leitet über zu *Lepidosiren.* Bei diesem, wo bekanntlich auch die O. lateralia nicht zusammenstossen, immerhin aber einander bedeutend genähert sind, konnte ich das obere Ende des Knochens in ein langes Oval ausgezogen nachweisen, in dessen Lumen sich noch Knorpel fand (Taf. XXXVII, Fig. 10). Mit diesem Befund trete ich in Gegensatz zu den Angaben von BRIDGE (1898, p. 336), denn dieser fand den Knochen dorsal aus einer medialen und lateralen Platte bestehend. Ich muss die Verhältnisse meines Exemplares namentlich bei dem Vergleich mit *Ceratodus* für die primitiveren halten und möchte den Befund BRIDGE's als eine Weiterbildung, die einer noch grösseren Verlängerung des Ovals entsprach, ansehen. Die auf dem Querschnitt kreisrunde Knochenhülse von *Ceratodus* ist schliesslich in

zwei parallele Knochenlamellen zerfallen (siehe die Schemata Textfig. 7). Auch bei *Lepidosiren* besteht die Einschnürung des Mittelstückes (vergl. BRIDGE, Taf. XXVIII, Fig. 1—4), die sich schon bei den Neurapophysen und dem Occipitale laterale von *Ceratodus* nachweisen liess. Sie dürfte bei *Lepidosiren* dadurch erhalten geblieben sein, dass die Nerven, die hier austreten, der Ausdehnung des Occipitale laterale einen Widerstand entgegensetzten, der für das dorsale und ventrale Ende nicht bestand. Ist somit das O. laterale von *Lepidosiren* in fast jeder Beziehung minder ursprünglich als das von *Ceratodus*, so darf man doch in der Annäherung der dorsalen Enden ein primitives Moment sehen.

In dieser Beziehung hat auch *Protopterus* primäre Verhältnisse bewahrt, denn hier stossen die O. lateralia dorsal an einander; freilich wird diese Primitivität hier in anderer Hinsicht verwischt, indem die Knochen dorsal verschmelzen. Diese Verschmelzung liess sogar WIEDERSHEIM Anfangs (1880) annehmen, wir hätten es mit einem Supraoccipitale zu thun, eine Deutung, die JAQUET 1898 adoptirt. Nachdem aber die O. lateralia bei *Lepidosiren* und *Ceratodus* als aus den Neuralbogen entstandene Gebilde nachgewiesen worden sind (vergl. K. FÜRBRINGER, l. c. p. 405), muss diese Deutung wohl endgültig fallen. Es gelang mir übrigens, auch bei *Protopterus* im O. laterale, wenn auch nur geringe Reste von Knorpel nachzuweisen. Hier tritt die embryologische Untersuchung ergänzend ein. Die Taf. XL, XLI, Fig. 36 ist nach einem Frontalschnitt des *Protopterus* von 5,5 cm Länge angefertigt. Hier hat das O. laterale noch genau die Form einer Neurapophyse und bildet eine Knochenhülse mit knorpeligem Inhalt (Fig. 36a rechts). Auf dem Schnitt (Taf. XL, XLI, Fig. 36b) sieht man jedoch, wie von dieser ursprünglich einfachen Scheide Knochenfortsätze ausgehen, die sich auch an den cranialen Knorpel anlegen.

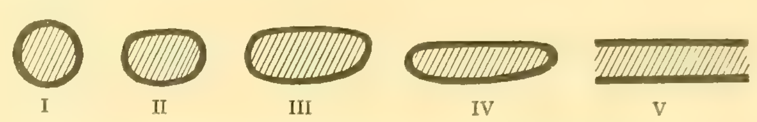


Fig. 7. Schemata des Querschnittes durch das Occipitale laterale. I—III *Ceratodus* und junger *Protopterus*, IV, V *Lepidosiren*. Schwarz Knochen, schraffirt Knorpel.

b) Ueber die metamere Stellung des das „Occipitale laterale“ repräsentirenden Neuralbogen.

Wie steht es nun mit der metameren Stellung dieses Wirbels resp. Neuralbogens, ist er primär der directe Vorgänger des jetzt ihm folgenden Wirbels? Die Antwort auf diese Frage müssen wir von der Untersuchung des Nervensystems erwarten. Bei allen Dipnoern sind es zum mindesten 2 oft 3 Nerven, die vor dem O. laterale das Cranium verlassen, die occipitalen Nerven *x*, *y*, *z* (M. FÜRBRINGER, 1897, p. 470—480, Taf. VII, Fig. 8—10); es folgen dann die occipito-spinalen Nerven *a*, *b*, *c*(*3*); von diesen verliess in allen von mir untersuchten Fällen bei den Dipnoern das Nervenpaar *c* das Cranium hinter dem ersten knöchernen Wirbelbogen, das O. laterale nicht mitgezählt. Es bleiben demnach für den Raum zwischen diesem Wirbelbogen und dem O. laterale bei den Dipneumones 2 Paar Nerven (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 7). Dass hier eine Durchbrechung des Gesetzes des metameren Nervenaustrittes erfolgt sei, wird wohl Niemand annehmen. Es fragt sich nun, kommt diese Abnormität dadurch zu Stande, dass hier ein zwischen diesen beiden Bogen gelegener Neuralbogen sich dem caudalen anschloss, während der Nerv an seinem Platz blieb, oder trat eine Angliederung an den vorderen Bogen ein, oder aber ging hier ein Bogen vollkommen zu Grunde?

Die erstere Deutung ist ausgeschlossen, denn der Bau des 1. Neuralbogens gleicht vollkommen dem der caudal gelegenen, auch wäre es in einem so centralen Gebiete ein ganz alleinstehendes Vorkommniss, dass ein knöcherner Skelettheil caudalwärts rückte, ohne seinen Nerv mit sich zu nehmen, demnach von diesem durchschnitten würde. Für die zweite Deutung scheint schon mehr zu sprechen. Denn in der That konnte ich bei einem Exemplar von *Protopterus* beobachten, dass das O. laterale von

Nerven durchbohrt wurde (vergl. auch WIEDERSHEIM, 1880, Taf VII, Fig. 5). Man könnte annehmen, dass dieses Nervenpaar *a* durch Verschmelzung eines caudal von ihm gelegenen Wirbels mit dem O. laterale in dieses hineingerathen wäre. Der Befund bei dem jungen Stadium lehrt jedoch, dass sich das Verhalten der Nerven beim ausgewachsenen auf andere Weise erklärt. Wir finden nämlich von dem Knochenrohr sowohl oral wie caudal Fortsätze ausgehen, von denen die caudalen sich dem Nerven *a* bedeutend nähern; bei Fortsetzung dieses Vorganges kann sehr wohl dieser Nerv in den Knochen eingeschlossen werden. Bei *Lepidosiren* scheint dieser Vorgang schon eingeleitet zu sein, indem hier Nerv *a* in einer caudalen Einbuchtung des O. laterale liegt (siehe BRIDGE, Taf. XXVIII, Fig. 4)[1]. Es bleibt somit nur noch die dritte Möglichkeit, die des Ausfallens eines dorsalen Wirbelbogens. Auf den ersten Anblick kann die Annahme des Ausfallens eines Wirbels aus der Reihe befremdlich erscheinen, finden wir doch bei anderen metameren Gebilden, wie den Visceralbogen der Fische, ausnahmslos nur ein Ausfallen der proximalsten oder caudalsten. Es steht jedoch dieses Ausfallen eines Wirbels keineswegs vereinzelt da. Schon GEGENBAUR hat 1887 in seinem Werke: „Occipitalregion der Fische" auf ein Rudimentärwerden und die Möglichkeit eines Ausfallens von Wirbeln hingewiesen, und SAGEMEHL (1891, p. 527) für *Umbra*, einige Scopeliden und die Gadoiden das vollkommene Ausfallen eines Wirbelbogens gezeigt. Auch viele Fälle des Proatlas der Amnioten können als Analoga angereiht werden.

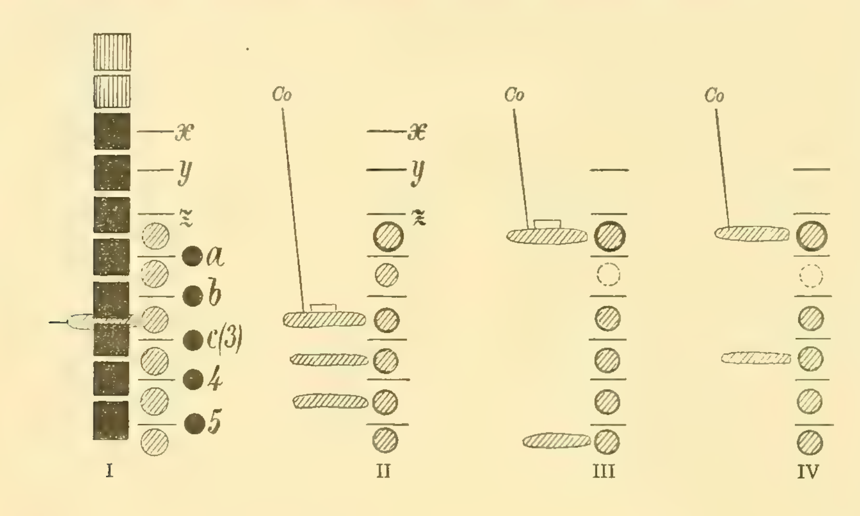


Fig. 8a. Lagebeziehungen des Occipitale laterale und der Kopfrippe zu den spino-occipitalen Nerven. Graphische Darstellung nach der Methode von SEWERTZOFF. Die dunklen Quadrate stellen die bestehen bleibenden Myomeren dar, die hellen sind nur embryonal vorhanden. Die schraffirten Kreise repräsentiren die Neuralbogen; wenn dick umrandet, sind diese verknöchert, wenn punktirt, sind sie beim Erwachsenen nicht vorhanden. Die schwarzen Punkte sind Spinalganglien, die Striche ventrale Wurzeln der Spinalnerven. Schema I zeigt eine vollkommene Bestätigung von SEWERTZOFF's Befund, nur wurde Nerv *x* hinzugefügt und die Deutungen der Nerven verändert. In Schema II—IV wurden Myomeren und Ganglien weggelassen. *Co* „Kopfrippe".

Ebenso hat BRAUS (1899, p, 455 u. 456) ontogenetisch bei *Torpedo* direct die Rückbildung eines Wirbels beobachten können. Einen schlagenden Beleg dafür, dass hier bei den Dipneumones ein Ausfallen stattgefunden hat, geben die Verhältnisse bei *Ceratodus*. Während nämlich der 1. Neuralbogen (Occipitale) wie der 3. und alle folgenden verknöchert ist, gilt dies für den 2. bei den von mir untersuchten Exemplaren nicht, die Bogentheile bestehen nur aus Knorpel (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 11, 12). Es ist somit hier zufolge des abortiven Unterbleibens der Verknöcherung der Rückbildungsprocess schon eingeleitet; mit der starken Erhaltung der Knorpeltheile tritt er indessen nicht so stark zu Tage wie bei den Dipneumones, wo mit der Rückbildung der Knorpeltheile der 2. Neuralbogen, der ja nur aus Knorpel bestand, ganz verschwinden musste (über die Bedeutung dieser Thatsachen in phylogenetischer Hinsicht s. Abschnitt 10). Eine graphische Darstellung wurde in Textfig. 8a gegeben.

---

1) Die Ausführungen BRIDGES, 1898, p. 349 über diese Nerven sind mir nicht recht verständlich. Unter dem „first spinal nerve" kann nach seiner Lage nur der occipito-spinale Nerv *a* (M. FÜRBRINGER) verstanden werden. Wenn aber dieser hinter dem O. laterale austritt, kann man doch nicht erwarten, dass der zweite, der *b* entsprechen würde, durch dieses trete. An meinem Exemplar von *Lepidosiren* war diese Region leider sehr schlecht erhalten; immerhin konnte ich hinter dem O. laterale mit Sicherheit 3 Nervenwurzeln, die den Paaren *a* und *b* angehören, nachweisen

Auch die Verhältnisse beim Embryo von *Ceratodus* sprechen zu Gunsten einer Rückbildung; in allen von mir untersuchten Fällen ist der 2. Wirbelbogen stark rudimentär. Man kann das auch auf der Textfig. 2a von SEWERTZOFF (1902, p. 597) erkennen; SEWERTZOFF scheint dieses nicht aufgefallen zu sein, wie er überhaupt auch auf die Genese des O. laterale nicht eingeht und von dem erheblichen Unterschied, der den 2. Neuralbogen vom 1. und allen folgenden in Folge des Fehlens einer Verknöcherung der Bogentheile trennt, nichts erwähnt. Zu seinen Ausführungen auf p. 599 möchte ich bemerken, dass der Vergleich des oralsten von ihm beim Embryo gefundenen Nerven mit x^v (M. FÜRBRINGER) mir nicht zulässig erscheint. Stets finde ich hinter dem Neuralbogen, der zum O. laterale wird, 2 Paar Nerven austreten, die a^{vd}, b^{vd} (M. FÜRBRINGER) entsprechen, während vor dem O. laterale (x^v), y^v, $z^{v(d)}$ austreten; somit entspricht das Spinalnervenpaar, welches hinter dem 1. Occipitalwirbelbogen austritt, nicht, wie SEWERTZOFF will, z^{vd}, sondern a^{vd}.

Wenn man bei SEWERTZOFF (p. 599) liest: „Aus diesen Beobachtungen an der Occipitalregion des erwachsenen *Ceratodus* schliesse ich, dass der letzte vollständig an den Schädel angewachsene Wirbelbogen, welcher die erste Kopfrippe und den ersten knöchernen Proc. spinosus trägt, dem dritten Occipitalbogen . . . des Embryo entspricht, dass also der Occipitalabschnitt des Schädels von *Ceratodus* aus 3 zusammengeflossenen Skeletsegmenten besteht“, so wird man aus dem Wort „zusammengeflossen“ schliessen, dass SEWERTZOFF hier nur an eine Aufnahme knorpliger Wirbeltheile ins Cranium denke, womit eine Parallele zu manchen Selachiern und zu *Acipenser* bestände. Dass SEWERTZOFF dieser Anschauung ist, scheint mir auch daraus hervorzugehen, dass er hervorhebt, der 3. Wirbel habe keinen knöchernen Wirbelbogen. Ein anderes Resultat ergaben die von mir an 5 Exemplaren vorgenommenen Untersuchungen; in allen fünf Fällen fand ich diesen Neuralbogen wie die folgenden verknöchert. Um so bemerkenswerther ist es darum, dass nach den Angaben SEWERTZOFF's bei seinen 2 Exemplaren diese Verknöcherung ganz gefehlt habe. Es scheint mir indessen nicht unmöglich, dass dort der Knorpel der oberen Bogen, der schon auf meiner Taf. XXXVII, XXXVIII Fig. 11, 12 den knöchernen Neuralbogen zu einem grossen Theil verdeckt, diesen bei den Moskauer Exemplaren ganz überwachsen hat (auch der das O. laterale vorstellende verschwindet ja ganz in Knorpel), und dass er daher, wie das O. laterale von früheren Forschern, von SEWERTZOFF nicht wahrgenommen werden konnte [1]).

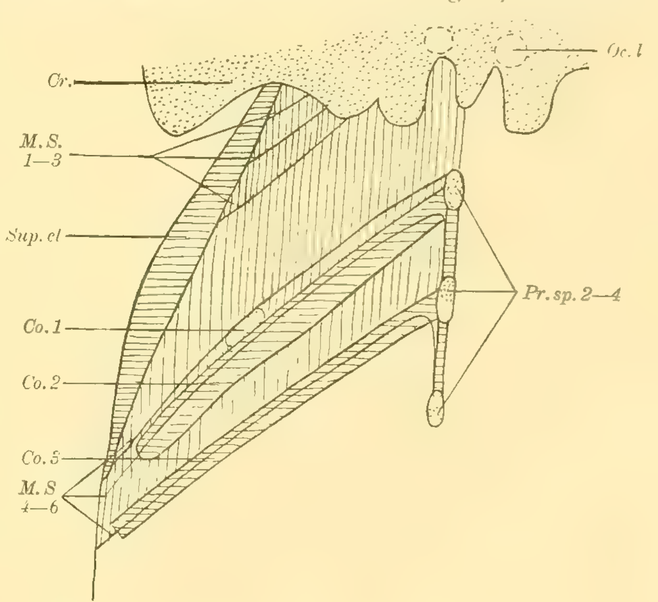


Fig. 8b. *Ceratodus forsteri.* Etwas schematisirt. *Cr* Cranium, *Oc. l* der punktirte Ring deutet die Lage des Occipitale laterale an, *Pr. sp. 2—4* Processus spinosi 2—4, *M. S. 1—6* Myosepten, *Co. 1—3* 1.—3. Rippe, *Sup. cl* Supracleithrum.

Vor dem Processus spinosus des 3. Wirbels finde ich in manchen Fällen noch einen knorpligen (Taf. XXXVII, XXXVIII Fig. 12), von dem SEWERTZOFF nichts erwähnt. Dieser kann dem 1. oder 2. Wirbel

1) Immerhin ist auch eine vollkommene Rückbildung nicht ganz ausgeschlossen, zumal auch der Proc. spinosus des zweiten Wirbels von mir bald knöchern, bald nur knorplig, bald gar nicht beobachtet wurde. Bei den von SEWERTZOFF untersuchten Exemplaren scheint er auch zu fehlen, was dann auch eine Rückbildung der Knochenscheide des Neuralbogens 3 möglich erscheinen liesse. Mein Exemplar von *Ceratodus*, wo dieser Proc. spinosus nicht vorhanden war, zeigte allerdings Neuralbogen 3 genau so verknöchert wie die Exemplare, denen ein Proc. spinosus 2 zukam.

angehören. Da bei einem Exemplar, dem dieser Processus spinosus zukam, das Cranium einen Fortsatz hatte, der die Lage, die einem Proc. spinosus des O. laterale zukommen müsste, einnahm, halte ich ihn für den Dornfortsatz des 2. rudimentären Neuralbogens. Diese Deutung findet ihre Bestätigung in den Verhältnissen eines anderen Exemplares (Taf. XXXVII, XXXVIII Fig. 11); hier ist der Proc. spinosus 2 verknöchert, reicht bis zum Neuralbogen 2 herab, und vor ihm findet sich noch ein weiterer freier, der zum O. laterale gehören muss. Somit besteht hier ein neues Argument für dessen Neuralbogennatur.

Noch weitere Beweise dafür, dass die Deutung des vor Proc. spinosus 3 liegenden rudimentären Knorpels als Proc. spinosus 2 richtig ist, liefert mir das Verhalten der Myosepten der dorsalen Rumpfmuskulatur. Die Myosepten setzen an den Rippen, Neuralbogen und Dornfortsätzen an; das vor dem der Kopfrippe zugehörenden Myoseptum liegende Septum nun setzt in gleicher Weise an dem strittigen Proc. spinosus an. Das vor diesen liegende Myoseptum hinwiederum nimmt seinen Ansatz an dem Knorpeltheil, der das Occipitale laterale birgt. Vor ihm beobachtete ich noch 2 Myosepten, also 3 Myomeren (siehe Textfig. 8a I und 8b p. 116 [448] resp. 117 [449]).

c) Bedeutung der Rückbildung des 2. Neuralbogens.

Welche Gründe die Rückbildung dieses 2. Wirbels veranlassten, ist bei unsererer jetzigen Unkenntniss der späteren Ontogenese der Dipnoer und dem Fehlen nahe verwandter Formen zunächst nicht anzugeben. Ob etwa hier ein auximetamerer Schädel bestanden hat, welcher wie der von *Polypterus* nur einen Wirbel angegliedert trug, hinter dem ein Gelenk lag, bei dessen Bildung der 2. Wirbel zu Grunde ging, oder ob etwa ein Vicariiren in der Weise stattfand, dass mit der starken Ausbildung des 1. als Occipitale eine solche des 2. unnöthig wurde, oder was für andere Gründe es waren, kann nicht entschieden werden. Nur so viel steht fest, dass dieser 1. Wirbel auch erst zu einer Zeit ausgegliedert wurde, als schon die Verknöcherung erzielt war, dass demnach die Ableitung des Dipnoerschädels von einem auximetameren Selachierschädel nicht möglich ist, solange man nicht die Bezeichnung der Nerven der Dipnoer ändert. Dagegen lässt sich auf Grund des Nachweises der Wirbelnatur des O. laterale wohl mit ziemlicher Sicherheit sagen: es ist nicht richtig, wenn BRIDGE, ohne sich auf ontogenetische Untersuchungen stützen zu können, das O. laterale des *Ceratodus* allen anderen Knochen dieses Fisches als einen endochondralen gegenüberstellt. Vielmehr stellt das O. laterale auch einen Belegknochen im Sinne GEGENBAUR's dar; allerdings gerieth er auf einem Umwege ins Cranium, indem er sich zunächst auf dem freien Neuralbogen anlegte und erst weiterhin mit diesem sich dem Schädel anschloss. Die tiefe Lage des Knochens, welche GÜNTHER und JAQUET ihn übersehen liess und BRIDGE zu der oben erwähnten Unterscheidung verleitete, darf man wohl als eine durch Vermehrung des Knorpels bedingte erklären, nachdem die Beweglichkeit der Wirbel durch Verkümmerung der Muskeln [1]), vielleicht auch durch die Ausdehnung des Parasphenoids gemindert war. Bei *Ceratodus* mit seinem noch sehr stark entwickelten Primordialcranium musste sich die Umwachsung natürlich viel ausgebildeter finden als bei *Protopterus*, und bei *Lepidosiren*, bei dem das Knorpelcranium nur in geringen Resten erhalten blieb, fehlt sie ganz, so dass hier ein primär an das Cranium gelangender Belegknochen vorgetäuscht wird. Man darf sich hier unter Umwachsung natürlich nicht buchstäblich ein Umwachsen vom Cranium her vorstellen, vielmehr wurden die knöchernen Neuralbogen von ihren knorpligen Basen umwachsen. Man kann dies deutlich an den noch nicht dem Cranium angegliederten Neuralbogen erkennen (Taf. XXXVII, XXXVIII Fig. 11, 12). Mit der erfolgten Angliederung kommen wohl auch die cranialen Knorpelmassen dieser Umwachsung zu Hülfe.

1) Auch hier wie bei Selachiern gehen ja Myomeren während der Ontogenese zu Grunde (vergl. Textfig. 8a I).

Ueber das Vorkommen eines O. laterale bei fossilen Dipnoern liegen noch keine Angaben vor. Bei *C. sturii* ist es nicht unmöglich, dass sich an dem von TELLER beschriebenen Exemplar eventuell noch ein solches nachweisen liesse. Bei *Ctenodus obliquus* finde ich unter den von FRITSCH (1888) gegebenen Figuren drei, die dem O. laterale von *Ceratodus* sehr ähnlich sehende Skelettheile wiedergeben (Taf. LXXVI, Fig. 9 u. 10; Taf. LXXVII, Fig. 12b). Die ersteren werden in der Tafelerklärung als nicht sicher zu deutende Knochen, der letztere als Femur[?][1]) angeführt. Im Text giebt FRITSCH p. 79 an, dass die Knochen Fig. 9 und 10 zu den Neurapophysen der ersten 3 oder 4 Wirbelsegmente gehören dürften. Die Knochen Fig. 4 und 12 ähneln jedenfalls am meisten dem O. laterale benannten Neuralbogen des *Ceratodus* (vergl. meine Taf. XXXVII, XXXVIII Fig. 7—9).

d) Bedeutung der Neuralbogennatur des „Occipitale laterale" der Dipnoer für ihre Stellung im System.

Der Nachweis der Entstehung des O. laterale aus einem Neuralbogen ist insofern von Bedeutung, als dadurch die Dipnoer in einen Gegensatz zu den Ganoiden und Teleostiern treten würden, für deren O. laterale nach GEGENBAUR's (1887) und SAGEMEHL's Untersuchungen eine solche Genese nicht bestände. Es müsste danach, streng genommen, der Name O. laterale für die Dipnoer fallen gelassen werden. Wenn ich hier diesen Namen noch beibehielt, so geschieht das deshalb, weil mir vorläufig vorgenommene Untersuchungen an Teleostierlarven eine solche Genese doch als nicht ganz ausgeschlossen erscheinen liessen. Für *Amia* und *Lepidosteus* hat es ferner SCHREINER 1902 wohl unzweideutig nachgewiesen, dass am Aufbau des O. laterale dieser Ganoiden mehrere Neuralbogen zum mindesten theilnehmen. Es besteht also hier ein grosser Gegensatz zu den Dipnoern, wo nur ein Neuralbogen das O. laterale darstellt und man mit Sicherheit ausschliessen kann, dass hier eine craniale Verknöcherung am Aufbau des O. laterale theilgenommen habe.

Dagegen könnte man eine direkte Beziehung zu den Amphibien erblicken; bei ihnen hat bekanntlich STÖHR (1879, 1881) für die Urodelen die Entstehung des Occipitalbogens aus Wirbelbogen angegeben. Vergl. auch GAUPP 1893, SEWERTZOFF 1895. Ein näherer Vergleich ist indessen bisher noch nicht durchzuführen, da GEGENBAUR (1887) und SAGEMEHL (1885, 1891) gerade zu entgegengesetzten Resultaten kamen. M. FÜRBRINGER (1897, p. 786) giebt die Möglichkeit eines Anschlusses von Wirbeln an das Primordialcranium zu, betont aber, dass hier nicht nur ein einziger Wirbel vorzuliegen brauche. Eine Ansicht, die sich namentlich darauf stützt, dass M. FÜRBRINGER bei *Cryptobranchus* einen als z^v? bezeichneten Nerven hinter dem Vagus das Cranium durchsetzend fand. Doch fand er diesen nur bei einem Exemplar und konnte auch seinen Verlauf nicht verfolgen. Bei einem anderen Exemplar nun konnte ich mit Bestimmtheit einen solchen Nerven, der hinter dem Vagus ventral die Medulla oblongata verlässt und hinter dem Vagus durch das Cranium tritt, beobachten, so dass das Vorhandensein eines solchen Nerven als *Cryptobranchus* normal zukommend feststeht. Unterdessen ist auch bei den Caecilien, bei *Ichthyophis glutinosa*, durch PETER (1898 p. 40) ein solcher Nerv aufgefunden, und er, wie 1898 GAUPP, treten der Anschauung M. FÜRBRINGER's bei. Auch ich möchte dieselbe für wahrscheinlich halten, wenn auch die andere Alternative, dass dieser Nerv secundär durch Umwachsungen in den Occipitalbogen gerieth, etwa nach Analogie des Nervus I der Gymnophionen, Urodelen, aglossen Anuren nicht auszuschliessen ist. Auch die wichtigen Befunde DRÜNER's (1901, p. 467—468) bei Urodelen mahnen zur Vorsicht. Es dürfte somit, falls sich die Ansicht von M. FÜRBRINGER, GAUPP und PETER bestätigen sollte, der Occipitalbogen der Amphibien nicht

1) Diese Deutung halte ich nach Besichtigung des Originals für sehr unwahrscheinlich.

in toto dem der Dipnoer zu homologisiren sein, sondern nur der caudal von Nerv *z* gelegene Theil, und selbst dieses würde nur gelten, wenn wirklich Nerv *z* der Amphibien Nerv *z* der Dipnoer homolog ist.

Ueber das Auftreten des O. laterale geben STÖHR's Arbeiten leider noch keinen Aufschluss. Eine Uebereinstimmung der Dipnoer mit den Amphibien besteht darin, dass bei beiden das O. laterale vor dem occipito-spinalen Nerv *a* liegt und dass beiden ein Supraoccipitale abgeht. Bei beiden Klassen kann ein solches nur durch die Concrescenz der Occ. lateralia vorgetäuscht werden, während bei Ganoiden (*Amia*) und Teleostiern ein solches vorhanden ist. Hier muss jedoch gerade darauf hingewiesen werden, dass ein fundamentaler Unterschied der Dipnoer von den Amphibien bestände, wenn sich bestätigen würde, dass bei den Amphibien der Occipitalbogen knorplig mit dem Cranium verwachse, während bei den Dipnoern, wie oben gezeigt wurde, die Wirbelbogen verknöchert ins Cranium treten. Danach dürfte also diese Homologisirung der bei Amphibien wie Dipnoern mit *z* bezeichneten Nerven nicht vorgenommen werden. Aber ganz abgesehen von den Amphibien würde, falls die Deutung des letzten vor dem O. laterale der Dipnoer durchtretenden Nerven als z^v richtig wäre, die Anschauung, welche GAUPP 1898, p. 880 äussert: „Denn für das protometamere Neocranium aller Wirbelthiere dürfte ein monophyletischer Ursprung wohl mit ziemlicher Bestimmtheit anzunehmen sein“ einer anderen, der von der polyphyletischen Erwerbung des protometameren Neocranium weichen müssen, da ja Nerv z^v erst durch die Angliederung eines knöchernen Neuralbogens zu einem occipitalen Nerv wird. Ich möchte an dieser Stelle nur auf diese Fragen hinweisen und von einer weiteren Erörterung hier absehen, zumal da noch keine allgemein angenommene Definition für das „protometamere Neocranium“ besteht.

e) Das „Occipitale laterale“ der Dipnoer und die Definition des auximetameren Neocranium.

Gerade für die Gewinnung einer solchen Definition dürften die geschilderten Verhältnisse bei den Dipnoern nicht unwichtig sein, indem man hier einen scharfen Unterschied zwischen den an das Palaeocranium angegliederten Metameren machen kann. Die vor z^v assimilirten dürften wohl, da ich bei keinem der Dipnoer Spuren von Knochen nachweisen konnte und überdies eine Rückbildung von Knochen in einem in lebhafter Verknöcherung begriffenen Cranium nicht gerade wahrscheinlich ist, knorplig [1]) assimilirt worden sein, während das hinter z^v gelegene Metamer erst im knöchernen Zustande sich mit dem Schädel verband. Eine solche Grenze konnte aber bei den anderen Fischklassen noch nicht nachgewiesen werden, und darum wird es vielleicht auch erlaubt sein, wenn man hier bei den Dipnoern das auximetamere Neocranium mit dem O. laterale beginnen lässt [2]). Das protometamere Neocranium würde dann auch den Bedingungen, die VAN WIJHE 1887, HATSCHEK 1892, GAUPP 1898 für ein solches stellen, entsprechen. Zugleich jedoch würde die Annahme GAUPP's (1898 p. 881): „Bei Formen wie *Acipenser*, *Ceratodus* mit ihrem indifferenten Zustand der „Wirbelsäule“ werden allerdings die secundär angegliederten Elemente sich noch ziemlich auf dem Zustand der primären befunden haben“, für *Ceratodus* keine Bestätigung finden (siehe jedoch

---

1) Ganz sicher lässt sich natürlich eine solche ehemalige Verknöcherung der vor z^v gelegenen Metameren nicht ausschliessen, jedenfalls ist aber ontogenetisch und vergleichend-anatomisch ein scharfer Unterschied zu constatiren. Sollte auf einem Wege, den ich gleich angeben will, doch wahrscheinlich gemacht werden können, dass eine knöcherne Assimilation vor z^v gelegener Metameren statthatte, so müsste wohl überhaupt die Unterscheidung von proto- und auximetamerem Neocranium fallen gelassen werden. Die Möglichkeit einer Controle dafür, ob die vor *z* gelegenen Metameren knorplig ins Cranium assimilirt wurden, scheint mir (siehe p. 123 [455]) das vor der Kopfrippe gelegene Rippenrudiment zu bieten. In allen Fällen fand ich es knorplig auch da, wo es (Taf. XXXIX, Fig. 23) eine beträchtliche Grösse erreicht. Es wäre jedoch möglich, dass es bei irgend einem Exemplar, wo dieses Rudiment noch grösser ist, verknöchert wäre, und damit bestände immerhin eine gewisse Wahrscheinlichkeit, wenn auch nicht Nothwendigkeit, dass auch der zugehörige Neuralbogen knöchern war.

2) Von der Aenderung der Bezeichnung z^v in a^v sehe ich noch ab, bis die monophyletische Entstehung des protometameren Neocranium gesichert erscheint.

Anm. 1, p. 120 [452]). Dass übrigens das auximetamere Neocranium selbst nicht ganz einheitlich ist, dass vielmehr auch tiefere Einschnitte bestehen, das beweist das Rudimentärwerden des 2. Wirbelbogens der Dipnoer. Da sich dasselbe sowohl bei *Ceratodus* wie bei den Dipneumones findet, somit schon in früherer Zeit erworben wurde (will man nicht einen getrennten Verlust annehmen), wird man diesen Umstand nicht vernachlässigen dürfen und den bestehenden Gelenkbildungen für die Abgrenzung zwischen proto- und auximetamerem Neocranium nur einen sehr bedingten Werth zugestehen. Auch für die Holocephalen hat ja M. Fürbringer 1897 sehr wahrscheinlich gemacht, dass die Gelenkbildung in den Bereich des auximetameren Neocranium fällt.

Geben wir eine Uebersicht über die Occipitalia lateralia bei den Anamniern, so finden wir folgende Entstehungsweisen: Bei den Dipnoern sicher aus Neuralbogen. Wahrscheinlich findet im Princip eine gleiche Genese für das von *Amia*, *Lepidosteus* und *Polypterus* statt. Bei den Amphibien besteht es vielleicht aus einem an das fertige Cranium tretenden Knochen. Zu welcher Art das O. laterale der Teleostier gehört, ist eine offene Frage. Ausdrücklich sei bemerkt, dass das O. externum der Knorpelganoiden nicht etwa dem früher als „Exoccipitale" bezeichneten O. laterale der Dipnoer homolog ist, sondern einen ganz oberflächlichen Hautknochen vorstellt, der auch mit dem der Amphibien nichts gemein hat.

V. Zur Deutung der Kopfrippe, Beiträge zur Kenntniss der Wirbelsäule und unpaaren Flosse.

a) Die „Kopfrippe".

Die „Kopfrippe" hat von jeher der Deutung Schwierigkeiten gemacht. Bischoff 1840, Hyrtl 1845 bezeichneten sie bei *Lepidosiren* als Suspensorium des Schultergürtels, Owen als Scapula bei *Protopterus*. Peters sagt von ihr (1845, p. 13) bei *Protopterus*: „Er scheint dem eigenthümlichen Knochen des Batrachus am Hinterhaupt zum Schultergürtel zu entsprechen." Parker (1868, p. 21) nennt sie „the large first pharyngobranchial". In eine neue Phase schien die Auffassung dieses Skelettheils durch Günther's Arbeit 1871 zu treten, indem dieser p. 529 die Ansicht vertrat, dass man in ihm die 1. Rippe zu sehen habe. Seine Deutung fand keinen Anklang. Huxley 1873 nennt ihn Gaumen-Kiemenbein. Wiedersheim 1880 hält es für möglich, dass er eine Rippe (p. 167 und 168) sei, entscheidet sich aber nicht. Brühl 1880 bezeichnet ihn bei den Dipneumones als Procingulare. Bridge (1898, p. 345) sagt von ihm: „Morphologically, it may be considered to represent the costal element pertaining to the first neural arch", giebt aber keine Gründe hierfür an. Braus (1898) bezeichnet ihn bei *Ceratodus* beiläufig als 1. Rippe. Jaquet (1899) nennt ihn mit einem neutralen Namen Os cylindricum.

Bei dieser Divergenz der Meinungen ist es begreiflich, wenn in unseren verbreitetsten Lehrbüchern der vergleichende Anatomie keine der Deutungen angenommen wurde. Gegenbaur 1898 sagt p. 361: „Was es dagegen mit der sogenannten ‚Kopfrippe' für eine Bewandtniss habe, bleibt unsicher. Dass eine Rippe, die natürlich nicht dem Kopfe angehörte, hierher gelangte, kann als möglich gelten. Für die Forschung wird mit solchen Annahmen nichts geleistet." Und Wiedersheim 1902 sagt p. 95: „Eine genauere Kenntniss der Entwickelungsgeschichte des Dipnoerkopfes wäre von hohem Interesse, und sie würde wohl manches klar legen, was uns bis jetzt noch räthselhaft erscheint, wie z. B. die als ‚Kopfrippen' bezeichneten Spangen."

Es handelt sich zunächst darum, nachzuweisen, dass diese Gebilde der Dipneumones denen des *Ceratodus* homolog sind, denn für letzteren kann es beim Vergleich der Figg. 3 und 4 von Günther's Taf. XXXVIII, deren Richtigkeit ich bestätigen kann, nicht zweifelhaft sein, dass wir es hier mit einer

Rippe zu thun haben. Von entscheidender Bedeutung ist hier das Ansitzen an einem mit einem Neuralbogen versehenen Theil der Wirbelsäule.

Diese Bedingung wird aber, wie bisher angenommen wurde, bei den Dipneumones nicht erfüllt, denn hier sitzt die Rippe am O. laterale, und für die Wanderung der Rippe von caudalen Wirbeln nach vorne ist kein Beweis erbracht, ferner keine Erklärung dafür gegeben worden, warum bei *Ceratodus* direct hinter der Kopfrippe der nächste Wirbel eine Rippe trägt, während bei *Protopterus* erst 5 Wirbel später (also an seinem 6. Neuralbogen incl. O. laterale und ausgefallene Neuralbogen) und bei *Lepidosiren* nur 2 Wirbel weiter hinten eine Rippe ansitzt. Oder wurde etwa angenommen, dass die Rippe um diese ganze Wirbelzahl nach vorne gerückt sei?

Gerade der zweite Umstand des Bestehens eines weiten Zwischenraums zwischen „Kopfrippe" und erster folgender Rippe bei den Dipneumones scheint es gewesen zu sein, der zahlreiche Forscher abhielt, in der „Kopfrippe" eine Rippe zu sehen. Hat doch Niemand etwas Merkwürdiges darin gefunden, dass bei *Acipenser* Rippen am Kopfe sitzen, und doch sind es deren eine ganze Menge. Bei einem kleineren Exemplar von *Acipenser sturio* fand ich 5 gut ausgebildete und eine vor ihnen liegende rudimentäre, bei einem sehr grossen Exemplar derselben Species sogar noch eine 7. am Cranium [1]) sitzend. Hier trennt aber kein Sprung die 1. von der 2.

Die erste auf p. 122 [454] gestellte Bedingung ist nun erfüllt durch den Nachweis, dass das O. laterale ein Neuralbogen ist. Der einzige Unterschied zwischen *Ceratodus* und den Dipneumones besteht darin, dass die Rippe bei ersterem am 3. Wirbel sitzt, bei den Dipneumones am 1. (vergl. Textfig. 8a, p. 116 [448]). Da kein Grund besteht, eine Wanderung, wie sie BRIDGE p. 362 statuirt, vorauszusetzen [2]), so dürfen wir annehmen, dass bei den Dipneumones der Schultergürtel sich mit der Rippe des 1. Wirbels verband, bei *Ceratodus* mit der des 3. [3]), und dass diese Rippen zufolge dieser Function erhalten, ja noch weiter ausgebildet wurden [4]).

Warum aber fielen bei *Protopterus* zwischen 1. und 6. Rippe vier, bei *Lepidosiren* zwischen 1. und 4. zwei aus? Dass die 2. Rippe mit Rückbildung ihres Wirbels bei allen Dipnoern auch zu Grunde ging, ist verständlich. Die Erklärung für das Ausfallen der anderen liefert uns die Muskulatur. Ueber den Rippen zieht die dorsale Rumpfmuskulatur mit ihren längsgerichteten Fasern hin (Taf. XXXIX, Fig. 23). Vor der 2. Rippe von *Protopterus* jedoch findet sich eine tiefere Lage von quer zur Längsaxe verlaufenden Muskelbündeln, die ihren Ansatz am caudalen Rande der Kopfrippe nehmen (siehe Taf. XXXIX, Fig. 23).

---

1) Nach M. FÜRBRINGER (1897 p. 454) sind bei *Acipenser* 5—6 occipito-spinale Nerven dem Kopf angegliedert. Ich finde bei dem erwähnten grossen Exemplar sogar 7. Es findet also eine allmähliche Angliederung von Segmenten statt. Es steht das mit der Anschauung SAGEMEHL's im Widerspruch, dass nur einmal bei der Erwerbung des Parasphenoids Wirbel assimilirt worden seien. Ganz abgesehen davon, dass keineswegs feststeht, ob das Parasphenoid der primäre Factor der Wirbelassimilirung war, muss bemerkt werden, dass das Hinterende des Parasphenoids in constantem caudalen Vorrücken begriffen ist, wie es überhaupt wohl derjenige Knochen des Fischcranium ist, der die grösste Zukunft hat.

2) Um ganz geringe Strecken mag vielleicht eine Verschiebung eintreten. So giebt BRIDGE (Taf. XXVIII, Fig. 1) für die Kopfrippe von *Lepidosiren*, die ich unter dem O. laterale befestigt finde, einen Ansatz vor diesem Knochen an. Ich kann jedoch dem p. 121 [453] citirten Satze dieses Forschers nicht beistimmen, da dieser unter dem first neural arch nicht das Occipitale laterale verstand.

3) Eine solche Fixirung des Schultergürtels der Dipneumones und des *Ceratodus* an verschiedenen Rippen kann nicht befremden angesichts der 1898 von BRAUS für den Gürtel des *Ceratodus* nachgewiesenen oralen Wanderung. Bei den minder primitiven Dipneumones konnte die Wanderung sehr wohl eine höhere Excursion erreichen. Der um 2 Rippen weiter oral gelegenen Fixirung des Schultergürtels bei den Dipneumones entspricht keine Innervation der Flosse durch vor Nerv *a* gelegene Nerven, sei es dass die occipitalen Nerven sich nie an ihrer Innervation betheiligten, sei es dass sie bei der Reduction der Flosse aus deren Verband ausschieden. Die Möglichkeit letzterer Alternative erhellt aus Folgendem: Von den Nerven *z*, *1—11*, welche zur Flosse des *Ceratodus* treten, besitzt die Extremität des *Protopterus* nur 1—4. Da man nicht ohne weiteres annehmen darf, dass diese Reduction nur die caudal gelegenen Nerven betraf, kann man für möglich halten, dass einst auch Nerven, die vor *a (1)* lagen, zu ihr traten.

4) Für *Ceratodus* glaube ich wenigstens, dass die mächtigere Ausbildung der Rippe von dieser Function herrührt. Bei den Dipneumones mag allerdings die mächtige Ausbildung auf Kosten des Respirationsorgans su setzen sein.

Es ist klar, dass diese Muskelmasse beim Vorhandensein von Rippen in diesem Gebiete nicht functioniren konnte. Diese Rippen mussten rückgebildet werden, und nun nimmt der Muskel an der Stelle, wo sie einst lagen, seinen Ansatz. Auch am oralen Rande der 2. Rippe [1]) entspringen noch einzelne Bündel. Der Muskel ist wohl als eine Neubildung im Dienste der Respirationsorgane aufzufassen [2]). Bei *Ceratodus* (siehe Textfig. 8b) ist ein solcher Muskel noch nicht zur Ausbildung gekommen. Wir finden daher hinter der Kopfrippe die folgenden Rippen erhalten. Auch besteht bei *Ceratodus* insofern Gleichartigkeit zwischen der Kopfrippe und den folgenden Rippen, als sie genau in gleicher Richtung verlaufen. Anders ist dies bei *Protopterus* und *Lepidosiren*. Hier verläuft die Kopfrippe bei erschlafftem Muskel beinahe vertical nach unten. Auch ist es bei den Dipneumones (vergl. Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 13b u. c) an der Ansatzstelle der Rippe am Cranium zur Ausbildung eines ausgesprochenen Scharniergelenkes gekommen. Bei *Ceratodus* ist die Verbindung der Rippe mit dem Cranium noch eine intimere, eher synchondrotische.

Nach diesen von der vergleichenden Anatomie gegebenen Daten ist die Homologisirung der Kopfrippe der Dipneumones zwar nicht mit der Kopfrippe des *Ceratodus* selber, wohl aber mit einem ihrer Homodyname gesichert, und bei beiden kann kein Zweifel an ihrer Rippennatur mehr bestehen.

Eine andere Frage ist es, ob wir es hier wirklich mit der vordersten noch erhaltenen Rippe zu thun haben. Es erscheint mir dies einigermaassen fraglich. Am Vorderrand der „Kopfrippe" befindet sich bei *Ceratodus* und *Protopterus* ein kleines Knorpelchen (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1, 2; Taf. XXXIX, Fig. 24), das theils übersehen, theils beschrieben, aber nicht gedeutet, theils für eine nur functionelle Erwerbung, die der Fixation des Schultergürtels dienen sollte, gehalten wurde. Der meines Wissens einzige Versuch einer Homologisirung durch W. K. Parker (1868), der in ihm das zweite Pharyngobranchiale sah, ist kein glücklicher. Den Knorpel als eine functionelle secundäre Erwerbung anzusprechen, ist zwar sehr leicht, bringt uns aber nicht weiter. Seiner Lage nach wäre dieser Knorpel am besten dem Rudiment einer Rippe zu vergleichen. Dem scheint die vollkommen abweichende Gestalt und das Fehlen jeglicher Verknöcherung entgegenzustehen. Ein Blick auf Fig. 22, Taf. XXXIX beseitigt diese Bedenken. Hier finden wir an der Vorderfläche des Processus haemalis 32 einen kleinen runden Knorpel, der aus einem vorhergehenden, ehemals verknöcherten Processus haemalis hervorgegangen sein muss (vergl. p. 124 [456]). Demnach möchte ich nicht die „Kopfrippe", sondern den oral an ihr sitzenden Knorpel als erste aus functionellen Rücksichten erhaltenen Rippe ansehen.

Dass der Knorpel eine Abgliederung vom Schultergürtel vorstellt, halte ich für wenig wahrscheinlich. Er ist von diesem bei *Ceratodus* durch reichliches Bindegewebe getrennt. Auch konnte ich in einem Falle beobachten, dass das vor dem der Kopfrippe zugehörigen Myoseptum liegende Septum an den Knorpel trat (siehe Textfig. 8b). Somit unterscheidet sich auch hierin der Knorpel nicht von anderen Rippen.

Bei *Protopterus* liegt der Knorpel in beträchtlicher Entfernung vom Schultergürtel, so dass eine Ableitung von diesem den grössten Schwierigkeiten begegnen würde. Dagegen lässt, wie ich glaube, der auf Taf. XXXIX, Fig. 23 abgebildete Fall kaum mehr einen Zweifel, dass man es mit einem Rippenrudiment zu thun hat. (In der Figurenbezeichnung wurde diese Rippe, da sie stark rudimentär ist, nicht zum Ausgangspunkt der Zählung gemacht.)

Es sei hier noch erwähnt, dass auch bei fossilen Dipnoern eine 1. Rippe aufgefunden wurde, die sich von den folgenden durch stärkere Ausbildung unterscheidet. So bei *C. sturii* (Teller, 1891, Taf. IV,

1) Ich halte es übrigens für sehr wohl möglich, dass individuell bei *Protopterus* auch vor dieser 6. Rippe noch Rippen, resp. Rippenrudimente vorkommen. An einem Skelet eines ca. 80 cm langen *Protopterus* der Münchener zoologischen Sammlung schien, soweit sich das an einem Trockenskelet noch feststellen liess, am 5. Wirbel linkerseits ein kleines Rippenrudiment zu sitzen.

2) Wiedersheim (1904, p. 32) fasst ihn als bei der Constriktion des Kehlkopfes thätig auf.

Fig. 1). Ganz auffallend ist ihre Dicke bei *Ctenodus obliquus* aus der Gaskohle (FRITSCH, Taf. LXXVII, Fig. 5). Es ist bei diesem paläozoischen Dipnoer bereits eine Störung in der Homonomie der Rippen eingetreten, wie der recente *Ceratodus* sie erst in geringerem Grade zeigt.

b) Ueber Rippen und Wirbelsäule.

Es wurde auf p. 454 (122) angegeben, dass Wanderungen von Rippen auf kurze Strecken stattfinden können. Den Beleg dafür liefert der folgende Befund. Bei einem Exemplar von *Ceratodus* beobachtete ich, dass das 8. Metamer (incl. Occipitale laterale) wie die vorhergehenden und folgenden an der linken Seite eine Rippe trug. Rechts dagegen (Taf. XXXIX, Fig. 24) fehlte dieselbe; dafür aber sassen am 9. Metamer 2 Rippen, wovon die orale, die eigentlich dem 8. Metamer zukäme, etwas rudimentär war.

Noch eine andere Beobachtung über die Rippen sei hier kurz erwähnt, da sie der Annahme, dass die unteren Rippen der Fische den Hämalbogen des caudalen Rumpftheiles entsprechen, was von mancher Seite bestritten wurde, zum sicheren Beweis dient. An 2 daraufhin untersuchten Exemplaren von *Ceratodus* fand ich, dass der 1. Hämalbogen im 32. Wirbel (incl. O. laterale) sitzt. Während nun bei den folgenden Hämalbogen distal an den Bogen sich noch 2 einfache Glieder anschliessen, fand ich, dass das proximalere von diesen (Taf. XXXIX, Fig. 22) an seinem distalen Ende eine Längstheilung aufwies und dass an Stelle des distaleren 2 Stäbe bestanden. Ferner liess sich am proximalen Ende noch ein kleiner Knorpel (Taf. XXXIX, Fig. 22) nachweisen. Es ist dieses Verhalten nicht anders zu erklären, als dass hier, nachdem der Hämalbogen des 31. Wirbels sich in Rippen auflöste, die distale Verlängerung ihre Stütze verlor, ihren Functionswerth einbüsste, theilweise rudimentär wurde, theilweise am caudal folgenden Bogen eine neue Stütze gewann. Diese Auffassung wird bestätigt durch den in Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 14, 15 abgebildeten Fall. Hier hat sich der Hämalbogen zwar auch schon in eine rechte und linke Hälfte getrennt, aber die beiden Stücke verharren noch annähernd in der ursprünglichen Lage. Entsprechend diesem späteren Eintreten der Umbildung des Hämalbogens in Rippen hat auch die Rückbildung der distalen Glieder des Bogens einen geringeren Betrag erreicht. Wir finden beide Glieder noch relativ gut erhalten (Taf. XXXVII, XXXVIII Fig. 14). Es lässt sich demnach hier aus individuellen Variationen am ausgewachsenen noch eine Umwandlung eines Hämalbogens in Rippen nachweisen. Aber auch für ein zweites caudaleres Metamer (32) ist die Sonderung eingeleitet. Hier liegt der eine Hämalbogentheil (Taf. XXXIX, Fig. 25) nur lose den anderen Theilen an. Auch die vor dem 31. Metamer liegenden Rippen lassen in ihrem stark caudalen Verlauf noch ihre Genese erkennen. Man wird in dem Umstand, dass es hier noch nicht zu einer festen Grenze zwischen dem Rippen und Hämalbogen tragenden Körpertheil gekommen ist, noch ein primitives Moment sehen dürfen.

Noch eine andere Beobachtung, die geeignet erscheint, das primitive Verhalten der Wirbelsäule der Dipnoer in das richtige Licht zu setzen, sei erwähnt. Man hat bei Selachiern und Knorpelganoiden neben den Bogenknorpeln noch die Intercalarknorpel unterschieden und in diesen Reminiscenzen an ähnliche Gebilde der Cyclostomen gesehen. Den Dipnoern schienen diese zu fehlen, bis 1893 KLAATSCH (p. 151, Taf. VII, Fig. 5) dorsal eine Anzahl Knorpelchen fand, die er Interarcualia nannte; jedoch beobachtete er nur dorsale und stellte seine Untersuchungen nur an 2 Exemplaren an, so dass er es nicht ausschliessen konnte, dass man hier nur individuelle Varianten vor sich habe. Ich kann nun an 2 weiteren Exemplaren das Vorkommen der dorsalen bestätigen, zugleich aber das regelmässige Vorkommen von ventralen nachweisen (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 16). Es erscheint hiermit die Deutung als Intercalaria gesicherter.

Einer Erklärung dieser Knorpel aus Abgliederungen von den Basalknorpeln erwachsen wegen des Mangels eines Agens, das diese Abgliederung hätte bewirken können, bedeutende Schwierigkeiten; andererseits scheint die constante Lage nicht für eine secundäre Entstehung zu sprechen.

c) Ueber den primären Zusammenhang des Skeletes der unpaaren Flosse mit dem Axenskelet.

Noch für eine andere Frage kommt die Wirbelsäule der Dipnoer in erster Linie in Betracht. Stammen die Flossenträger der unpaarigen Flossen vom Axenskelet ab, oder verbanden sie sich secundär mit diesem? Ohne mich hier auf eine eingehende Discussion dieser Frage einzulassen, seien nur einige einschlägige Beobachtungen mitgetheilt. Schon durch GÜNTHER (1871, p. 528) wissen wir, dass den hinteren Wirbeln ein vom Neuralbogen gesonderter Processus spinosus fehlt. Er sagt: „We observe, that all at once, from the thirty-third segment, the neural spine coalesces with the gable portion of the neurapophysis". An meinem Exemplar erfolgt diese Aenderung nicht so plötzlich. Vielmehr finde ich am 32., das GÜNTHER's 30. Segment entsprechen würde, ein Uebergangsstadium. Rechterseits (Taf. XXXIX, Fig. 26) ist hier noch ein kleiner knöcherner Bogentheil erhalten; dagegen ist links (Fig. 22) nur noch der dem Bogen zu Grunde liegende Knorpel vorhanden und gegen den Basalknorpel nicht abgrenzbar. Demnach würde hier kein Verwachsen, wie GÜNTHER angiebt, sondern das Zugrundegehen (resp. Neuauftreten) eines Skelettheiles vorliegen.

Die Annahme, dass die Flossenträger secundär sich mit dem Axenskelet verbanden, stützt sich wohl bei den Dipnoern vornehmlich auf das Vorhandensein von Gliederungen. Nun habe ich eben von einem Gelenk zwischen Neuralbogen und Processus spinosus gesprochen. Nach BALFOUR und W. N. PARKER (1882, p. 410) müssten wir den Proc. spinosus als nicht zum Axialskelet gehörig betrachten. Dann aber würde vom 33. Wirbel ab ausser den Basalknorpeln kein axialer Skelettheil vorhanden sein. Dies ist nicht anzunehmen.

Doch man könnte ja die secundäre Verbindungsstelle von axialen und peripher entwickelten Skelettheilen weiter distalwärts verlegen. Hier aber wäre die Wahl eine vollkommen willkürliche, denn es kommen (siehe Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 17, und Taf. XXXIX, Fig. 22) hier 2 Gelenke in Betracht, das zwischen dem Proc. spinosus und zwischen Flossenstütze und das zwischen letzterer und dem Flossenträger [1]). In 2 Fällen konnte ich sogar noch eine weitere Gliederung nachweisen. Auf Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 17 γ ist der Flossenträger durch ein Gelenk gegliedert. Auffallend ist, dass in beiden Fällen die gegliederten Flossenträger der Knochenhülse entbehrten, während ich diese bei den ungegliederten nie vermisste. Vermuthlich dürfte auch die Gliederung in Proc. spinosi, Flossenstützen und Träger schon zu einer Zeit geschehen sein, als hier noch keine Verknöcherung aufgetreten war. Höchstens wäre daran zu denken, was allerdings sehr hypothetisch ist, dass dem Auftreten einer Verknöcherung, um die Biegsamkeit der Flosse zu erhalten, eine Gliederung parallel ging; dann wäre es auch leicht verständlich, warum sich bei dem wohl nahe verwandten *Ctenodus tardus* (FRITSCH, Taf. 80b) nur eine Gliederung in höchstens 2 Stücke findet.

Ueber die Gliederung des Flossenskelets von *Ctenodus obliquus* fehlt es uns leider an genügenden Anhaltspunkten; sie gerade würde uns eventuell sehr wichtige Einblicke in den Gang der Verknöcherung des Dipnoerskelets gewähren. Wenn nämlich, was nicht ausgeschlossen ist, da FRITSCH die beiden Thiere unter dem Namen *Ctenodus* vereinigt, die Flossenstützen s. l. von *Ct. obliquus*, ebenso wie von *Ct. tardus*, auch nur eine Gliederung in höchstens 2 Stücke aufweisen würden, so müsste man für diese Theile der Wirbel-

1) Als Flossenträger bezeichne ich den die hornigen Flossenstrahlen tragenden distalen Theil. WIEDERSHEIM (1902, Fig. 32) nennt ihn Flossenstrahl; desgl. wendet GEGENBAUR (1898, Fig. 143) diesen Namen auf die Gesammtheit der Stützelemente an. Ich folge dieser Bezeichnung nicht, weil der Name Flossenstrahl schon für die hornigen Flossenstrahlen vergeben wurde.

säule eine getrennt erworbene Verknöcherung bei *Ceratodus* und *Ctenodus obliquus* annehmen. Da nun aber (siehe p. 107 [439]) Grund zu der Annahme vorhanden ist, dass wichtige Bestandtheile des Schädeldaches von beiden Arten gemeinsam erworben wurden, würde sich für die Wirbelsäule s.l. eine spätere Verknöcherung als für den Schädel ergeben. Dieses stände im Einklang mit unseren Erfahrungen bei den Chondrostei. Dass die Gliederung das Skelet nicht schon in verknöchertem Zustand betraf, dafür mag vielleicht folgendes sprechen. In dem auf Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 17 δ abgebildeten Falle fand ich, dass 2 Proc. spinosi nur eine Flossenstütze tragen; die zu dem caudalen Proc. spinosus gehörige war an den Basalknorpel des nächsten caudal folgenden Metamers getreten, von dem nun eine Neurapophyse und eine Flossenstütze entspringt. Dabei ist bemerkenswerth, dass der aus 2 Gliedern bestehende Stab ebenso lang ist, wie die dreigliedrigen, oral und caudal von ihm gelegenen. Eine Neugliederung in 3 Stücke wurde jedoch durch die Knochenhülse verhindert.

Sass in dem erwähnten Fall nur eine Flossenstütze auf 2 Proc. spinosi, so ist auf Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 17 ε auch der umgekehrte Fall verwirklicht. Hier sitzen auf einem Hämalbogen 2 Flossenstützen. Dies ist jedoch nicht als ein Beweis dafür anzusehen, dass die Flossenstützen dem axialen Skelet fremd seien, und hier sich zufällig 2 mit einem Metamer des Axenskelets verbunden hätten; vielmehr findet sich caudal noch die Hämapophyse (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 17 ζ), zu der die caudalen Stützen und Träger gehören. Auch der auf Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 17 β abgebildete Fall des Auftretens von 2 Flossenträgern dürfte als durch Concrescenz entstanden zu beurtheilen sein, obwohl er auf den ersten Blick mehr für eine Gabelung zu sprechen scheint. Die Verhältnisse der Basalknorpel lassen auch bei Fig. 17 α eine Concrescenz als wahrscheinlich erscheinen [1]).

Alle diese Beobachtungen beweisen deutlich, dass die Stützelemente der unpaaren Flossen der Dipnoer, so wie GEGENBAUR annahm, als mit dem Axenskelet in Verband entstandene anzusehen sind. Das Gleiche vertrat auch THACHER 1877; seine Beweisführung erfuhr aber durch MIVART 1879 eine theilweise nicht ganz unberechtigte Kritik.

Bei der Betrachtung der unpaaren Flossen anderer Ordnungen wird für die Beurtheilung dort sich vielfach findender (von den Meisten als primär betrachteter) Discrepanzen zwischen der Anzahl der Wirbelsegmente und der über ihnen liegenden Strahlen nicht ausser Acht zu lassen sein, dass solche Discrepanzen, ebenso wie Ablösungen vom Axenskelet, wenn auch in bescheidenem Maasse, bei den Dipnoern secundär auftreten.

Wie ich nachträglich [2]) sehe, führt H. BRAUS 1904 in seiner Arbeit: „Die Entwickelung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelets", in O. HERTWIG's Handbuch der Entwickelungsgeschichte, p. 187 eine briefliche Mittheilung von GR. KERR an ihn aus dem Jahre 1902 an, aus welcher hervorgeht, dass ontogenetisch bei *Lepidosiren* der Nachweis einheitlicher Entstehung der Dornfortsätze und Flossenstützen zu erbringen ist.

VI. Der Nackenstachel der Pleuracanthiden und die unpaaren Flossen der Selachier und Holocephalen.

Es liegt mir fern, hier eine abgerundete Studie über die unpaaren Flossen der Selachier geben zu wollen. Dies würde weit über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehen. Im Anschluss an den vorigen Abschnitt, in dem ich für eine primäre Continuität des inneren Flossenskelets der Dipnoer mit dem Axenskelet

1) Diese Verwachsungen von Flossenradien zeigen manche Parallele zu den Concrescenzen von Kiemenradien, auf die ich 1903, p. 420—425, die Entstehung der mannigfaltig gegabelten Radiensysteme zurückführte.

2) Meine Arbeit wurde schon im October 1903 der naturwissenschaftlichen Facultät der Universität München eingereicht.

eintrat, sei aber diese Frage auch bei Selachiern und Holocephalen erörtert. Dann soll kurz auf den Zerfall der continuirlichen Flosse in Einzelpinnae eingegangen werden, ferner sei über die Geschichte der Stachelflossen berichtet und hierbei auch die interessante Frage nach der morphologischen Bedeutung des Kopfstachels der Pleuracanthiden erörtert.

Es erscheint mir erlaubt, diese und eine Reihe anderer Fragen hier ohne weiteres Ausholen zu erörtern, da uns gerade in diesem Jahre zwei Arbeiten von H. Braus (siehe Literaturverzeichniss) eine zusammenhängende Darstellung der Geschichte der Flossen gegeben haben. Auf sie sei hier, namentlich auch mit Rücksicht auf die Literatur, verwiesen; wie man im Verlaufe dieses Abschnittes ersehen wird, stimme ich in den Hauptfragen mit Braus überein.

a) Der Kopfstachel der Pleuracanthiden.

„Die Kopfstachel bleiben der eigenthümlichste Besitz der Pleuracanthiden, da sich etwas Aehnliches nirgends unter den Haien und Rochen wiederfindet“, sagt Jaekel 1895, p. 79—80.

Diese Eigenthümlichkeit hat dazu geführt, dass sich die Ansichten über die morphologische Bedeutung dieser wichtigen und so häufigen Gebilde schroff gegenüberstehen. Während Brogniart 1888 und Jaekel 1895 annehmen, dass wir es hier mit einem Flossenstachel zu thun hätten, treten Fritsch 1889, 1895 und Reis 1897 dem auf das entschiedenste entgegen. Brogniart spricht ohne weitere Begründung von dem Nackenstachel als dem ersten Stachel einer nageoire céphalique. Auf seinem Restaurationsbild deutet er hinter dem Stachel noch 4 Radien an; solche Radien scheinen später niemals mehr beobachtet worden zu sein. Schon 1889 trat Koken, gestützt auf das Berliner Material, diesen Anschauungen entgegen, und 1895 wies Fritsch an der Hand des Brogniart'schen Materiales selbst dessen Deutung zurück. Jaekel hält den Stachel namentlich seines histologischen Charakters wegen für einen Flossenstachel. Gerade aus histologischen Gründen sucht Reis darzuthun, dass er kein solcher sei. Ich glaube nicht, dass man nur aus dem histologischen Bau zweier Organe auf deren Homologie oder Nicht-Homologie schliessen darf.

Wenn man nun aber nachforscht, was sonst noch an Material für die Beurtheilung dieses Gebildes beigebracht wurde, so findet man bitter wenig. Jaekel glaubt, für die Flossenstachelnatur anführen zu können, dass der Stachel mit einer Pseudopulpa einem Knorpelzapfen aufsass; genau das gleiche Argument wendet Reis dagegen an.

Sonst ist nichts zu Gunsten einer Flossenstachel-Natur vorgebracht. Das Nächstliegende wäre gewesen, zu erklären, wie ein solcher Flossenstachel an das Cranium gelangen konnte; auch bei der „Kopfrippe“ (p. 121 [453] und 122 [454]) sahen wir, dass sich der Widerstand gegen die Deutung als Rippe dadurch erklärte, dass man nicht verstand, wie eine solche an das Cranium gelangen konnte.

Eine solche Lagerung einer unpaaren Flosse resp. Flossenrudimentes auf dem Cranium kann auf zweierlei Weise zu Stande kommen.

Einmal dadurch, dass eine vom Axenskelet getrennte Flosse secundär von hinten nach vorne auf den Kopf wandert. Bei den Teleostiern sind uns hierfür manche Beispiele bekannt. Gegen eine solche Auffassung scheint sich Reis zu wenden, wenn er p. 72 angiebt, da in anderen Fischklassen niemals eine Lage der 1. Dorsalis oral vor den Brustflossen sich finde, sei eine solche auch bei den Pleuracanthiden sehr unwahrscheinlich. Dabei lässt Reis ausser Betracht, dass bei den Pleuracanthiden ganz andere Verhältnisse bestehen wie bei den anderen Fischklassen (excl. Dipnoer und Holocephalen). Eine solche Wanderung ist doch physiologisch nur verständlich bei Fischen, deren ehemalige continuirliche Flosse schon in kürzere differenzirte Einzelflossen zerfallen ist. Dies ist aber bei den Pleur-

acanthiden nicht der Fall. So grosse Verschiedenheiten sonst in der Auffassung der Organisation der Pleuracanthiden sich finden, darin stimmen die Autoren, mag man nun die Restauration von BROGNIART, DÖDERLEIN, FRITSCH oder REIS zu Grunde legen, überein, dass die unpaare Flosse continuirlich bis in die nächste Nachbarschaft des Kopfes reicht. Von den üblichen sehr abweichende physiologische Vorstellungen über die Function der Flosse würden dazu führen, anzunehmen, hier hätten sich eine Anzahl vorderer Flossenstützen von der übrigen Flosse getrennt und hätten eine Wanderung auf das Cranium angetreten, zwischen sich und dem Rest der Flosse die bekannte Lücke von ca. 11 Segmenten lassend. Ich halte demnach eine solche Wanderung der speciellen Organisationsverhältnisse der Pleuracanthiden wegen nicht für möglich, nicht aber, wie REIS, deshalb, weil bei anderen Fischen nie eine unpaare Flosse vor den paarigen stände; diese Behauptung von REIS trifft auch nicht allgemein zu.

Wie aber ist, wenn man eine solche Wanderung verwirft, dann überhaupt noch die Deutung des Stachels auf dem Kopfe als Flossenstachel möglich?

Ich glaube, dass nach den oben p. 122 [454] und 123 [455] gegebenen Ausführungen über die Kopfrippe der Dipnoer und deren Occipitale laterale die Erklärung eine nicht allzu schwere ist.

Dass die Selachier, Crossopterygier, Ganoiden und Teleostier an ihr Cranium Wirbel angliedern, ist eine längst bekannte Thatsache (vergl. namentlich ROSENBERG, GEGENBAUR, M. FÜRBRINGER); dass ein gleicher Vorgang auch bei den Dipnoern statthat, wurde oben dargelegt. Mit den Wirbelbögen aber gelangen auch deren Appendices an das Cranium, so z. B. bei Dipnoern, Chondrostei und Teleostiern Rippen und Dornfortsätze.

Ich habe nun oben gezeigt, dass bei den Dipnoern zwischen Dornfortsätzen und Flossenstützen kein Unterschied zu machen ist. Wie man sich an jeder Abbildung eines Skelets der Dipnoer — ich verweise hier nur auf GÜNTHER (1871, Taf. XXX) und BISCHOFF (1840, Taf. II) — überzeugen kann, verlieren, je weiter man oralwärts geht, die Flossenstützen ganz allmählich an Länge und Ausbildung, und es bleibt schliesslich oral (vergl. Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 11) nur ein einheitliches, übrigens noch recht langes Glied übrig. Bei *Lepidosiren* nimmt überhaupt die Länge des dorsalen Aufsatzes der Neuralbogen oralwärts nicht ab. Diese untersten Flossenstützen resp. Processus spinosi treten nun naturgemäss mit den assimilirten Neuralbogen ans Cranium (vergl. Fig. 11 u. 12, Taf. XXXVII, XXXVIII). Wir haben hier demnach eine noch stark prominirende ehemalige Flossenstütze am Cranium. Dass die unpaare Flosse einst bis auf das Cranium trat, ist leicht aus SEMON's Normentafel der *Ceratodus*-Entwickelung (1901, Taf. II) zu ersehen.

Ein ähnliches Vorkommniss von Flossenstützen auf dem Cranium findet sich bei recenten Selachiern nicht; bei ihnen war eben schon die hochgradige Rückbildung der continuirlichen Pinna eingetreten, als die letzten Wirbelassimilationen erfolgten. Sehen wir uns aber unter den Fischen nach Formen mit kontinuirlicher Flosse um, so fallen uns sofort die Pleuracanthiden in die Augen; bei ihnen ist die Flosse, soweit sie erhalten ist, sogar noch besser entwickelt als bei den Dipnoern: nur etwa 11 Segmente trennen ihr Vorderende von dem Hinterrande des Schädels. Welcher Genese auch immer der Nackenstachel sein mag, so viel steht fest und wird wohl auch von den Autoren, die im Nackenstachel keinen Flossenstachel sehen, zugegeben, dass das Fehlen von Flossenstützen über den ca. 11 Segmenten eine secundäre Rückbildung ist, die eben durch die starke Ausbildung des Nackenstachels, um diesem freiere Functionirung zu erlauben, veranlasst wurde. Dann aber lag der Nackenstachel direct vor den anderen Flossenstützen, d. h. er war der erste bewehrte Strahl der Flosse. Angesichts der bei fast allen Vertebraten beobachteten Assimilation von Wirbeln im hinteren Bereiche des Schädels würde es höchst auffallend sein, wenn nur bei den Pleuracanthiden eine solche ausgeblieben sein sollte. Trat aber eine solche Assimilation eines Neuralbogens bei den Pleuracanthiden — wie wir gezwungen sind, sie anzunehmen — ein, dann musste auch der dorsale An-

hang der Flossenstachel an das Cranium treten. Es ist eine häufig beobachtete Thatsache (vergl. oben p. 121 [453]), dass die Wirbelassimilation an das Cranium, nachdem sie eine Zeit lang angehalten hat, sistirt und dass eine Gelenkbildung auftritt. Hierher gehören z. B. die Holocephalen, Sauropsiden und Mammalien. Ein zu lang gestreckter, starrer Körper (das Cranium mit seinen assimilirten Wirbeln), der gegen die Wirbelsäule schlecht beweglich ist, würde im Kampf ums Dasein zu ungeeignet sein; so kommt es zur Gelenkbildung. Bei den Pleuracanthiden ist als Anlass für eine Gelenkbildung überdies die Nothwendigkeit der Functionirung des Stachels vorhanden. Solange dieser noch der frei beweglichen Wirbelsäule zugehörte, war er durch die Beweglichkeit seines Basalknorpels leicht in Function zu setzen. Nun ist sein Basalknorpel mit dem Cranium verschmolzen, das ganze Cranium wirkt als Basalknorpel; soll der Stachel [1]) bewegt werden, so muss das ganze Cranium bewegt werden. Daher die Gelenkbildung.

Einem kleinen, der freien, gegliederten Wirbelsäule aufsitzenden Basalknorpel entspricht ein kleiner Stachel (siehe Spinaciden, Textfig. 20). Bei *Cestracion* werden die Beziehungen von Basalknorpel und Stachel zur Wirbelsäule schon aus dem Bau der letzteren ersichtlich. Finden wir bei den Spinaciden (Textfig. 10 u. 20) die Wirbelsäule unbeeinflusst unter der Stachelflosse hinwegziehen, so tritt bei *Cestracion* (Textfig. 23a) eine Einbuchtung zur Aufnahme der Flossenbasis auf; der Stachel ist recht mächtig. Sind hier bei *Cestracion* intimere Wechselbeziehungen zwischen Stachelflosse und Wirbelsäule gerade erst ein-

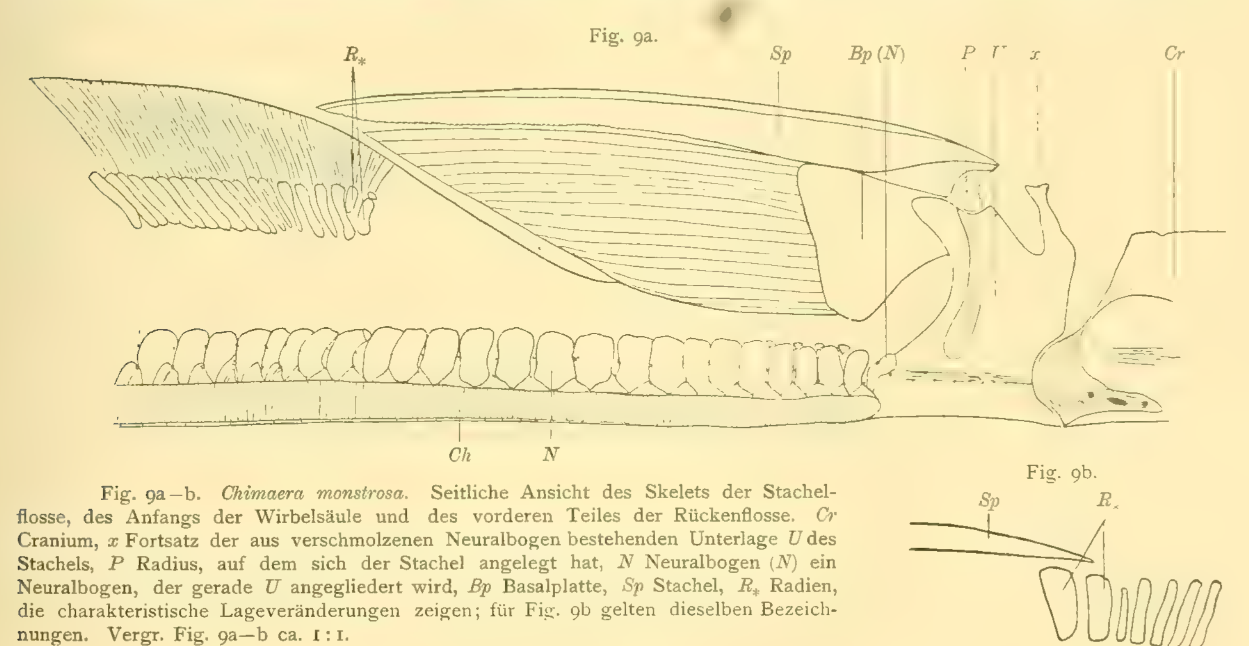


Fig. 9a–b. *Chimaera monstrosa*. Seitliche Ansicht des Skelets der Stachelflosse, des Anfangs der Wirbelsäule und des vorderen Teiles der Rückenflosse. *Cr* Cranium, *x* Fortsatz der aus verschmolzenen Neuralbogen bestehenden Unterlage *U* des Stachels, *P* Radius, auf dem sich der Stachel angelegt hat, *N* Neuralbogen (*N*) ein Neuralbogen, der gerade *U* angegliedert wird, *Bp* Basalplatte, *Sp* Stachel, R_* Radien, die charakteristische Lageveränderungen zeigen; für Fig. 9b gelten dieselben Bezeichnungen. Vergr. Fig. 9a–b ca. 1 : 1.

geleitet, so erreichen sie bei den Holocephalen schon einen sehr hohen Grad. Hier (vergl. Textfig. 9a) verschmelzen die unter dem Stachel liegenden Wirbel, und diesem mächtigen Widerlager entspricht ein sehr kräftig entwickelter Stachel. Bei *Chimaera* sitzt der Stachel auf einem Complex von 12—13 verschmolzenen Wirbeln (M. Fürbringer, 1897, p. 366). Bei einem kleinen Exemplar von ca. 70 cm (Textfig. 9a) finde ich erst 11 Wirbel verschmolzen; ein 12. ist zwar schon angefügt, aber noch durch Naht getrennt. Es geht daraus hervor, dass das Wachsthum des Stachels bei den Holocephalen noch keinen Abschluss fand. Bei *Callorhynchus* sind nach Joh. Müller 13 Wirbel verschmolzen.

1) Am Stachel selber scheinen keine Muskeln gesessen zu haben; immerhin ist hier Vorsicht geboten, denn z. B. bei *Cestracion* (Textfig. 23a) finde ich Muskeln am Stachel sich anheftend, ohne dass dessen Relief dadurch beeinflusst ist.

Der mächtige Stachel der Holocephalen wird aber, was die absolute Grösse anlangt, noch in Schatten gestellt durch den der Pleuracanthiden, wo das ganze Cranium als Widerlager dient.

Durch die starke Ausbildung des Pleuracanthidenstachels, der, wie uns alle Funde lehren, stark nach hinten geneigt war (vergl. namentlich die Restaurationen von Döderlein und Reis, l. c.), wird die direct an ihn anschliessende, nun durch ein Gelenk von ihm getrennte Rückenflosse beeinträchtigt. Mit seiner successiven Ausbildung müssen sich deren vordere Theile successive zurückbilden; es kommt zur Bildung des Spatiums von ca. 11 flossenträgerlosen Segmenten.

Ganz die gleiche Beziehung besteht zwischen dem Flossenstachel der recenten Holocephalen und deren continuirlicher Flosse. Bis unter die hintere Spitze des Stachels erstrecken sich die Flossenstützen nach vorn (siehe Textfig. 9a—b).

Es hat bei *Chimaera* die Ausbildung des Stachels ein Fehlen der Flossenstützen über, bei dem abgebildeten Fall, ca. 16 freien Wirbelsegmenten veranlasst. Da nun bei *Chimaera* auf ein Wirbelsegment ca. 2 Flossenstützen kommen, so müssen mehr als 30 Flossenstützen ausgefallen sein. Bei den Pleuracanthiden muss der Ausfall, da hier ebenfalls ca. 2 Stützen auf einen Wirbel kommen, mehr als 20 betragen.

An dieser Figur 9a, ebenso wie an 9b, ist noch eine wichtige Eigenschaft der vordersten Flossenstützen und Hornstrahlen zu erkennen. Die caudalsten von den auf der Figur noch wiedergegebenen Flossenstützen lassen eine starke Neigung nach hinten erkennen; in den caudal weiter folgenden, hier nicht mehr abgebildeten Theilen der Flosse ist diese Neigung noch stärker. Vergleichen wir hiermit nun die Stellung der vordersten Stützen, so fällt auf, dass diese eine genau ventro-dorsale, ja sogar (Strahlen R_*) eine etwas nach vorne geneigte Lage einnehmen. Die gleiche Lageveränderung finden wir auch bei den Hornstrahlen (Textfig. 9a).

Der Grund dieses eigenthümlichen Verhaltens scheint vielleicht der zu sein, dass der Stachel, der mit seiner Spitze den vordersten Strahlen aufliegt, durch diese, wenn sie perpendiculär gestellt oder ein wenig nach vorne geneigt sind, eine viel bessere Stütze erhält, als wenn sie nach Art der anderen sich caudal neigten. Durch die auch genau perpendiculär ziehende Muskulatur der Pinna sind die senkrechten Strahlen gut fixirt und machen es dem Stachel so unmöglich, sich mit seiner Spitze weiter zu senken und eventuell eine Verletzung des Rumpfes herbeizuführen. Dass eine solche sonst wirklich möglich wäre, lehren auch Schutzeinrichtungen anderer Art, die im Kampf ums Dasein herangezüchtet worden.

Bei einem sehr hohen [1]) Procentsatz von Chimären finden wir nämlich den Stachel nicht genau in der Mediane liegend, wo er eine Verletzung der hohen Rückenflosse leicht verursachen könnte; vielmehr lagert sein caudaler Theil in einer von der Mediane nach links abweichenden Rinne. Dass aber die oben beschriebene Lageveränderung der vordersten Flossenstützen und Flossenstrahlen wirklich für die Stützung des Flossenstachels erfolgte und nicht nur durch einen Zug, der durch die Einbettung der zum Stachel gehörigen Flosse in die Falte hervorgerufen wurde, zu erklären ist, scheint mir dadurch bewiesen zu sein, dass die vordersten Strahlen entweder besonders mächtig (Textfig. 9b) ausgebildet sind, oder dass sogar (Textfig. 9a) die Bildung einer höheren stützenden Einheit angebahnt ist [2]).

1) Immerhin fand ich Exemplare, wo der Stachel wirklich in der Mediane lag. Die Bildung der Rinne dürfte überhaupt ein recht spätes Ereigniss sein, denn sonst würden wir die Abweichungen von der Mediane wohl höhere Grade erreichen sehen.

2) Es muss weiterer Untersuchung vorbehalten bleiben, festzustellen, ob eine höhere Differenzirung der unter dem Stachelende gelegenen Radien der Holocephalenflosse allgemein besteht. Sollte dies nicht der Fall sein, so müsste dann doch allein der erwähnte Zug, welcher bei der Einbuchtung der ehemals continuirlichen Flosse ausgeübt wurde, für die Rotation der Radien verantwortlich gemacht werden. Ich würde mich gegen eine solche Art der Erklärung, die auch die Lage der vorderen Dornfortsätze der Pleuracanthiden verständlich machte, um so weniger sträuben, als ich auch die mehr oder weniger horizontale Lage hinterer Radien der Squalidenpinnae (vergl. p. 139 [471]) auf eine Rotation, die der Bildung der hinteren Einbuchtung dieser Flossen parallel ging, zurückführe.

Dabei genügte es vollkommen, wenn nur gerade die unter dem jeweiligen Stachelende gelegenen Flossenstützen dieser Stützfunction dienten. Die mehr oralen, die einst den gleichen Dienst thaten, wurden durch hintere abgelöst und konnten degeneriren.

Sehen wir nun zu, ob sich bei den Pleuracanthiden eine ähnliche Vorrichtung zur Hemmung des Stachels findet. Dieses ist allerdings der Fall. So verschieden auch die Reconstructionen des Pleuracanthidenskelets durch Brongniart, Döderlein, Fritsch und Reis ausgefallen sind, das ist doch Keinem entgangen, dass die vorderen Dornfortsätze nach vorne gebogen sind. Freilich der einheitlichen Beobachtung entspricht keine gleiche Deutung: Fritsch, Jaekel, Reis, Jeder giebt eine andere Erklärung. Auch mir ist es nicht möglich, mich einer der bisherigen Erklärungen anzuschliessen; ich sehe vielmehr in diesen Erscheinungen bei den Pleuracanthiden eine analoge Bildung wie bei den Holocephalen. Konnten bei den Chimären die Dornfortsätze nicht selber der Stützung des Stachelendes dienen, da gar keine ausgebildet sind, so ist dieses bei den Pleuracanthiden anders. Hier sind die Dornfortsätze weit dorsalwärts entfaltet. Sie konnten natürlich aus den oben bei den Holocephalen erörterten Gründen eine Stützung weit besser leisten, wenn sie sich nicht nach hinten neigten. Eine senkrechte Stellung (Döderlein's Fig. p. 124), musste das Zweckmässigste sein; auch die winklige Gestalt (vergl. Döderlein's erwähnte Figur; Reis, Taf. I, Fig. 1; Fritsch, Taf. XCVI, Fig. 3) ist für eine Stützung zweckmässiger als die nach hinten geneigte. Immerhin halte ich es für möglich, dass diese Vorbiegung der Spitzen, die wir (vergl. Döderlein's und Fritsch's Figur) bei den vor dem hinteren Ende des Stachels liegenden Dornfortsätzen finden, eine Anpassung ist, die es ermöglichen sollte, dass der Stachel sich in eine tiefe Rinne der Haut legte. Gewiss wäre derselbe Zweck auch durch eine vollständige Rückbildung dieser Dornfortsätze erreicht worden; aber ein zur Wirbelsäule gehörender Dornfortsatz, der direct über der Medulla spinalis liegt, kann sich nicht so ohne weiteres zurückbilden wie eine freie Flossenstütze. Bei den vordersten Dornfortsätzen (siehe Figur Döderlein's; Reis, Taf. I, Fig. 1; Fritsch, Taf. XCII, Fig. 1; Taf. XCVI, Fig. 3) ist übrigens eine theilweise Rückbildung schon eingetreten. Blieben die Dornfortsätze erhalten, so gilt das Gleiche nicht von den Flossenstützen; sie verschwanden genau so wie bei den Holocephalen. Besser als bei diesen kann man bei den Pleuracanthiden ihr allmähliches Rudimentärwerden am Vorderende erkennen (vergl. die Figur Döderlein's, sowie Reis, Taf. I, Fig. 1; Fritsch, Taf. XCVII). Wie die Flossenstützen der Holocephalen, welche unter dem Stachelende liegen, eine perpendiculäre Lage zeigen, so thun es bei den Pleuracanthiden die Dornfortsätze (vergl. die Figuren von Döderlein, Reis sowie Fritsch, Taf. XCVI?). Das Gleiche muss von den zu diesen Dornfortsätzen gehörigen Flossenstützen angenommen werden, soweit sie noch vorhanden waren. Leider lassen hier die Figuren im Stich, da offenbar auf diese Verhältnisse von Niemand Gewicht gelegt wurde. Auf der Reconstruction Brongniart's, die in Zittel's Lehrbuch überging (p. 532, Fig. 1423), scheinen allerdings die vordersten Strahlen annähernd senkrecht zu stehen; doch ist diese Restauration nur von bedingtem Werth. Dass der Stachel der Pleuracanthiden, wie Reis (1897, p. 75) ausführt, in einer Hautfalte eingebettet lag, halte ich nach meinen obigen Ausführungen für sehr möglich.

Im Uebrigen kann ich jedoch den Ausführungen von Reis vielfach nicht zustimmen. Dass dem Nackenstachel keine Schneide zukommt, ist kein Beweis dagegen, dass er einst ein Flossenstachel war. Wir finden bei diesen Gebilden eine successive Aenderung der Function. Noch bei manchen Haien ist er wenig mehr als ein Wellenbrecher, bei den Holocephalen dagegen schon eine gefährliche Waffe. Die Angabe von Reis (p. 74), dass der Stachel kein Flossenstachel sei, weil er unbeweglich einem Knorpelzapfen des Cranium aufsitze und nicht durch einen beweglichen Trageknorpel mit diesem in Verbindung stehe, wird durch meine obigen Ausführungen, dass er gar nicht, sich aus seinem Verband lösend, aufs Cranium trat, sondern im Verband mit den ihm unterliegenden Theilen diesen einverleibt werde, hinfällig. Im Be-

reiche des Cranium ist es aber selbstverständlich, dass Processus spinosi ihre Beweglichkeit gegen die anderen Theile verlieren und verschmelzen können (vergl. bei *Ceratodus* p. 118 [450]). Das Vorhandensein eines Occipitalgelenkes ist nach meinen obigen Ausfürungen nicht nur kein Hinderniss gegen die Homologisirung mit einem Flossenstachel, es ist vielmehr für die Functionirung eines einmal in das Cranium aufgenommenen Stachels sogar nothwendig. Dass eine Flossenhaut sich caudal an den Stachel schloss, ist möglich, bisher aber nicht erwiesen. Sie konnte bei einem einer neuen Function vollkommen angepassten Flossenträger durchaus verschwinden. Schon bei den Holocephalen (Textfig. 9a) wird ja die zum Stachel gehörige Flosse unbedeutend und tritt offenbar nur zeitweise in Action.

Es könnte den hier gegebenen Ausführungen gegenüber behauptet werden, dass im Gegensatz zu den anderen Fischen die Pleuracanthiden, wie geringe Wahrscheinlichkeit dies auch hat, keine Wirbel ans Cranium angegliedert hätten. Diesen Einwand kann man zwar an der Hand der Nervenverhältnisse nicht entkräften, da diese unbekannt sind; immerhin aber glaube ich, dass aus dem vorliegenden Material doch wahrscheinlich zu machen ist, dass Wirbel aufgenommen wurden. Das Palaeocranium erstreckt sich bekanntlich nur wenig über die Gehörkapsel nach hinten; was weiter hinter dieser liegt, sind sicher secundär aufgenommene metamere Elemente. Vergleichen wir nun z. B. Fritsch's Fig. 1, Taf. XCIII, eines *Pleuracanthus*-Cranium mit den Selachier-Crania, die Gegenbaur, 1872, Taf. VII und VIII abbildete, so zeigt sich sofort, dass der hinter der Ohrkapsel gelegene Theil des Cranium der Pleuracanthiden auch bei Annahme starker Quetschungen zum mindesten nicht kürzer ist als bei den anderen Selachiern. Es dürfte sich aber der Nachweis einer Angliederung von Wirbeln an das Cranium auch direct erbringen lassen; so glaube ich, dass die (Fritsch, Taf. LXXXIb) mit *o* bezeichneten Knorpelkörper angegliederte Neuralbogen vorstellen, welche hier durch die starke Quetschung, der das Skelet unterlag, mit ihrer Längsaxe wie andere massive Skelettheile aus der ventro-dorsalen in die horizontale Richtung verlagert wurden. Hoffentlich wird Untersuchung an anderem Materiale hier volle Aufklärung bringen.

b) Ueber die unpaaren Flossen der Squaliden.

1. Ueber die Pinnae der Notidaniden und von *Chlamydoselachus*.

Ich möchte hier zunächst der p. 146 von Reis geäusserten Ansicht, dass die Dorsalflossen der Notidaniden und des *Chlamydoselachus* einst Flossenstacheln trugen, entgegentreteten, dies um so mehr, als ähnliche Anschauungen auch von anderer Seite vertreten wurden, und dann einige allgemeinere Beobachtungen an den unpaaren Flossen der Selachier mittheilen.

Bei den stacheltragenden Spinaciden, Cestraciontiden und *Hybodus* finden wir stets die vordere und hintere Dorsalis mit einem Stachel versehen, und es haben sich bei ihnen die charakteristischen Verschmelzungen der dem Stachel benachbarten Knorpelradien unter einander sowie mit der Knorpelpulpa des Stachels ausgebildet. Bei allen Selachiern mit Stacheln finden wir diese Verschmelzungen (ich verweise hier nur auf die zahlreichen von Thacher 1877, Mivart 1879, Mayer 1885, Brown 1900, Taf. XV, Fig. 1 und Taf. XVI, Fig. 1, und Braus 1904 mitgetheilten Figuren sowie auf meine Textfigg. 10, 20, 23).

Auf die Gründe dieser Concrescenzen werde ich weiter unten eingehen.

Rückbildungen solcher Stacheln kommen nun bei Thieren mit sich rückbildenden Flossen vor: so unter den Spinaciden bei *Scymnus* und *Laemargus* (vergl. Helbing 1903, der noch deutlich histologisch die Reste von Stacheln nachwies). Näher hierauf einzugehen, liegt für mich kein Grund vor, da wir wohl von Helbing eine ausführlichere Schilderung dieser Verhältnisse zu erwarten haben. So viel lässt sich aus

den beiden hier gegebenen Skizzen der vorderen und hinteren Dorsalis von *Scymnus* (Textfig. 10) ersehen, dass, auch wenn die Stacheln ganz verschwunden wären, wir in der Configuration der Knorpel den sicheren Beweis für deren ehemaliges Bestehen hätten.

Fig. 10a.

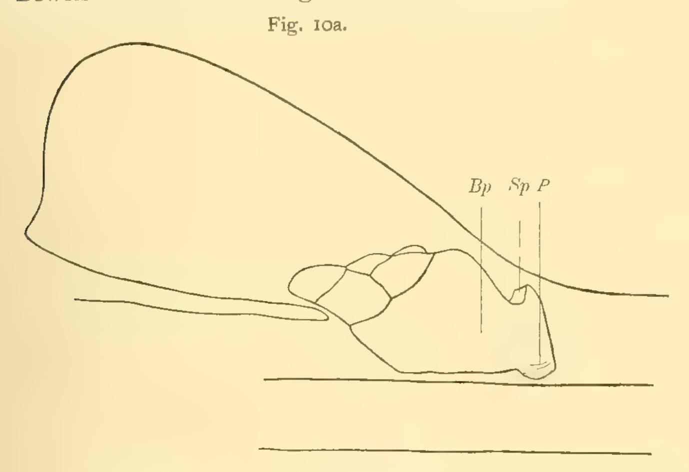


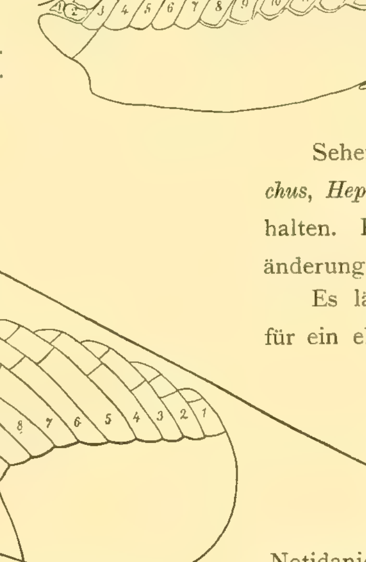
Fig. 10b.

Fig. 11.

Fig. 10a u. b. *Scymnus lichia.* Skelet der vorderen Dorsalis a, Vergr. ca 1:1, der hinteren b, Vergr .5:6. Der Theil *P* ist an seiner Gestalt deutlich noch als Radius, dem der Stachel zukam, zu erkennen. An der vorderen Flosse besteht *Sp* aus äusserst resistentem Gewebe, an der hinteren ist der ganze punktirte Theil besonders resistent, während der schmale Streif *P** plötzlich ganz weichen Knorpel zeigt. Die Textfig. 20, p. 144 [476] von *Acanthias* lässt erkennen, dass auch bei den Spinaciden mit noch ausgebildetem Stachel am unteren Ende ein gleicher schmaler Streif des Knorpelradius zu sehen ist. *Bp* Basalplatte.

Fig. 11. *Heptanchus cinereus.* Dorsalis. Bemerkenswerth ist die Lage des Radius 21. Vergr. ca. 3:2.

Fig. 12.



Sehen wir nun, wie sich hierzu *Hexanchus*, *Heptanchus* und *Chlamydoselachus* verhalten. Keine Spur von derartigen Veränderungen ist bemerkbar (Textfigg. 11—13).

Es lässt sich mithin keinerlei Beweis für ein ehemaliges Bestehen von Stacheln erbringen; die thatsächlichen Verhältnisse lehren das Gegentheil.

Wie sich aus den 3 gegebenen Figuren der Notidaniden und des *Chlamydoselachus*, sowie aus der Figur von *Pristiurus* (Textfig. 21) ersehen lässt, beginnt die Reduction der Flosse namentlich oral. Bei *Chlamydoselachus*

Fig. 12. *Hexanchus griseus.* Dorsalis; auffällige Lage des Radius 19. Die Lage der Chorda wurde nur angedeutet. Vergr. ca. 5:6.

ist diese Reduction nicht nur an der Verminderung der Grösse der Radien, sondern in ganz ausgesprochener Weise an der Abnahme ihrer Härte zu erkennen. Ganz successive gehen die ziemlich resistenten Knorpel des caudalen Flossenendes in die ganz weichen Knorpelchen des oralen Theiles über, der sich, was schon Garman auffiel, etwa soweit die grösseren Hautzähnchen der dorsalen Mittellinie reichen, noch in einem ziemlich abgegrenzten Streif von Bindegewebe erhält.

Es könnte im Hinblick hierauf behauptet werden, die verschmolzenen Knorpelplatten seien hier bei diesen Formen der Reduction schon zum Opfer gefallen. Abgesehen davon, dass gerade grössere Knorpeltheile, wie es die Platten sind, schwieriger zu eliminiren wären als ein einzelner Radius, lässt der ganze Bau der Flosse nach Gestalt und Zahl der Radien eine solche Annahme als völlig ausgeschlossen erscheinen. Vergleicht man die von Thacher, Mivart, Mayer, Haswell und mir gegebenen Figuren dorsaler Flossen, so zerfallen diese Flossen in zwei deutlich geschiedene Gruppen: 1) in die stachellosen mit hohen Radienzahlen (Maximum bei *Zygaena* mit 34, s. Thacher, meist mit ca. 20 Radien); 2) in die stacheltragenden mit weniger Radien (*Acanthias* mit 6, *Spinax* mit 4 nach Mivart, *Scymnus* [2. Dorsalis] mit 5). Eine sehr hohe Zahl für einen stachelflossigen Hai bedeutet es schon, dass ich bei *Cestracion* (Textfig. 23b) noch 9 Radien nachweisen konnte.

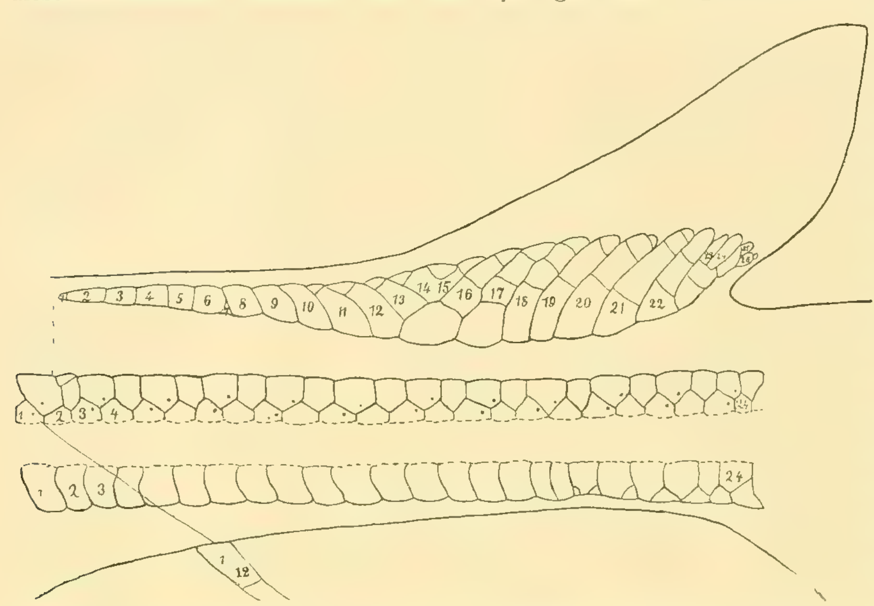


Fig. 13. *Chlamydoselachus anguineus* (von ca. 110 cm Länge). Dorsalis. Vergr. ca. 1:1.

Vergleicht man nun die Zahlen, die ich für Notidaniden und *Chlamydoselachus* erhielt, mit denen in den beiden erwähnten Kategorien angegebenen, so gehören *Heptanchus* mit 22, *Hexanchus* mit 19, *Chlamydoselachus* mit 26 Radien sicher in die erste Kategorie.

Bei dem abgebildeten *Heptanchus cinereus* finde ich 21 Radien, bei einem anderen 22; Mivart giebt nur 19 an; nach Haswell sind es bei *Heptanchus indicus* ungefähr 17 Radien.

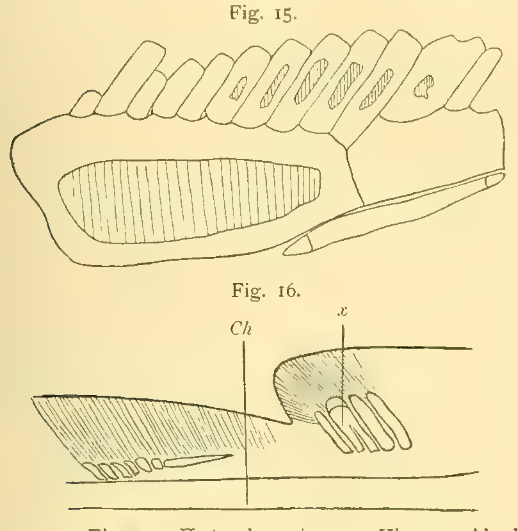
Bei der Dorsalis dieser 3 Squaliden möchte ich noch einen Moment verweilen.

Es wurden von vielen Forschern die Notidaniden und *Chlamydoselachus* in eine Familie gestellt. Auf Grund des Verhaltens des Visceralskelets schloss ich mich (1903) diesen Autoren nicht an und führte *Chlamydoselachus* im Einklang mit seinem ersten Beschreiber Garman als Vertreter einer besonderen Familie auf. Die Untersuchung der unpaaren Flosse bestätigt diese Anschauungen. Solange man die Dorsalis von *Hexanchus* nicht mit in den Vergleich ziehen konnte, war aus dem Verhalten dieser Organe kein phylogenetischer Schluss möglich. Jetzt, wo wir (Textfig. 11—13) sehen, dass den Notidaniden 3 grosse Basalplatten zukommen, bei *Chlamydoselachus* dagegen die Radien fast alle noch frei sind, wird dieser möglich.

Die Uebereinstimmung der Dorsales der beiden Notidaniden ist eine sehr enge; sie geht so weit, dass beiden ein Radius x (Textfig. 11, 12, 14, 15) in ganz abnormer Lage unter der caudalen Basalplatte

zukommt. Dieser war von Mivart, dem wir meines Wissens die einzige Figur einer Dorsalis von *Heptanchus* verdanken, übersehen worden. Bei keinem anderen Squaliden[1]) finden wir etwas Aehnliches. Dass der Knorpel wirklich ein Strahl ist, könnte bei *Hexanchus* (Textfig. 12) bestritten werden; bei *Heptanchus cinereus* (Textfig. 11) ist aber noch eine Gliederung in zwei Theile nachweisbar, und bei einem anderen Exemplar von *Heptanchus* (Textfig. 14), sowie bei *Hexanchus* (Textfig. 15) findet sich sogar eine Dreitheilung.

Dieser Strahl ist von Interesse für das Verständniss der Form der Flossen; man ersieht an ihm besonders klar, in welcher Weise die bei so vielen Selachiern gebildete hintere Einschnürung (Textfig. 10—13,



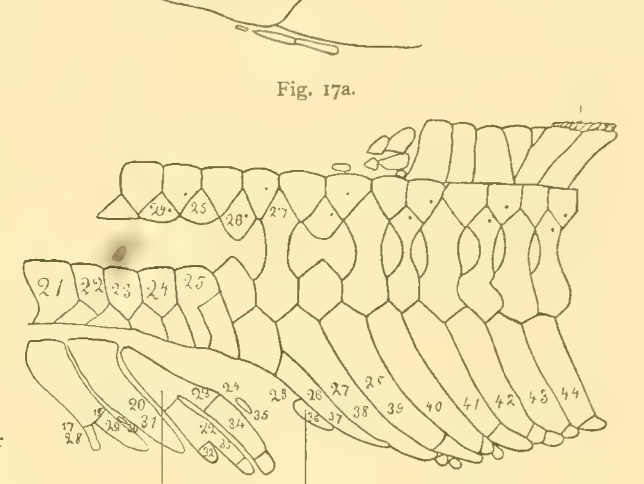


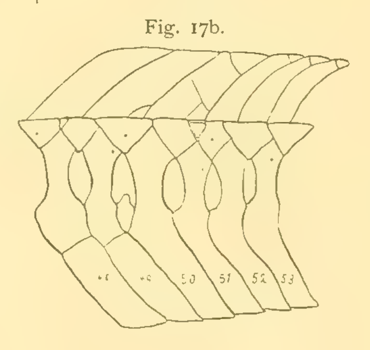
Fig. 14. *Heptanchus cinereus* Hinterer Abschnitt der Dorsalis. Natürl. Grösse.

Fig. 15. *Hexanchus griseus.* Theil der Dorsalis. Die schraffirten Theile sind verkalkt. Vergr. 3:4.

Fig. 16. *Chimaera monstrosa* (ca. 70 cm). Ende der Dorsalflosse. *Ch* Chorda, *x* verschmolzene Flossenradien. Natürl. Grösse.

Fig. 17a. *Chlamydoselachus anguineus.* Hinteres Ende der Analis. Beginn der Caudalis. Vergr. ca. 13:1.

Fig. 17b. *Chlamidoselachus anguineus.* Theil der Schwanzflosse. Bei der Zählung der Radien ist der erste Radius der Analis als erster genommen. Natürl. Grösse.



20—23) der unpaaren Pinnae auf das Skelet einwirkte. Gehen wir aus von einem Stadium, wo der Zerfall der continuirlichen Pinnae in einzelne gerade eingeleitet ist. Wir finden ein solches in seinen ersten Anfängen bei *Chimaera* (Textfig. 16); etwas weiter gediehen ist der Zerfall z. B. bei *Chlamydoselachus* (Textfig. 17a).

2. Ueber die Abstammung der unpaaren Flossen der Haie vom Axenskelet.

Es wird nöthig sein, auf die eben mitgetheilte Fig. 17 von *Chlamydoselachus* näher einzugehen, denn sie erscheint geeignet, einiges Licht auf die Frage nach der Abstammung der unpaaren Flosse der Selachier zu werfen.

Es fällt sofort auf, dass in demjenigen Theil der Wirbelsäule, in welchem das Flossenskelet vom Axenskelet getrennt ist, die oberen und unteren Bogen die Chorda nicht umschliessen. Sobald wir dagegen die Stützelemente der Flosse im Zusammenhang mit dem Axenskelet finden, tritt eine Verschmelzung der oberen und unteren Bogen ein: die Chorda wird von Knorpelspangen umfasst. Recht interessant ist dabei, dass diejenigen Knorpel, welche die Nerven umschliessen, eine geringere Neigung zu Concrescenzen zeigen

1) Bei einem Rochen, *Raja laevis*, bildet Thacher (Taf. LVIII, Fig. 58 u. 59) etwas Aehnliches ab.

(siehe Fig. 17a); es scheint sich hier ganz besonders schön ein Beispiel dafür zu bieten, dass die Differenzirung eines Organs für eine Function, mag sie auch noch so gering sein, dasselbe für eine andere Function weniger tauglich macht. So reagiren die Knorpel, welche keine Nerven umschliessen und nur als Stützorgane dienen, schneller auf die Einwirkungen, welche von der sich vergrössernden Flosse ausgehen, als diejenigen, die als Schützer der Nerven in Anspruch genommen sind.

Man wird nun den Zustand, bei welchem die Chorda von Knorpelspangen umschlossen wird, als minder primitiven betrachten, und es könnte gefolgert werden: 1) Wo wir die Flossenradien getrennt von der Wirbelsäule finden, haben wir primäre Verhältnisse der Wirbelsäule, nicht verschmolzene obere und untere Bogen; 2) wo wir die Radien in Zusammenhang mit der Wirbelsäule finden, haben wir secundäre Verhältnisse der Wirbelsäule, Concrescenz der oberen und unteren Bogen. Also ist auch der Verband der Radien mit der Wirbelsäule als ein secundärer zu betrachten; der Radius 36 wäre dann als einer aufzufassen, der den Anschluss an die Wirbelsäule noch nicht erlangt hat.

Ich hoffe jedoch zu zeigen, dass eine solche Beweisführung, die sich gegen GEGENBAUR's Anschauung richten würde und im Sinne von THACHER's (1877) MAYER's (1885) und vieler Anderer Ausführungen gelegen wäre, nicht zulässig ist. Auffällig ist schon bei dieser Erklärung, dass in caudaleren Theilen der Schwanzflosse, wo doch die Radien ohne Gelenkung continuirlich in die unteren Bogen übergehen, eine Verwachsung der oberen und unteren Bogen fehlt, mithin primären Verhältnissen der Wirbelsäule secundäre der Flosse entsprechen sollten. Immerhin könnte dies wegen der geringeren Mächtigkeit der Flosse möglich erscheinen.

Wenn man sieht, welche Argumente die Gegner von GEGENBAUR's Ansicht gegen diese vorgebracht haben, so findet man immer wieder einen Hinweis auf die Discrepanz zwischen der Zahl der Radien und der Zahl der unter ihnen liegenden Wirbel.

Die Studien jener Forscher beschränkten sich, wie ich im weiteren Verlauf meiner Arbeit zeigen werde, meist auf Selachier, deren Flossen nicht als primitive zu beurtheilen sind.

Wie in vielem anderen (vergl. auch meine Arbeit 1903), ist, wie die Folge ergeben wird, *Chlamydoselachus*, was die unpaaren Flossen anbetrifft, sehr primitiv. An ihm sei daher geprüft, wie es mit diesen Discrepanzen bestellt ist. Wenn man (Textfig. 13) einen der Radien der Analis verlängert, so trifft man auf einen der unteren Bogenknorpel, der oral zu dem proximalen Ende des Radius liegt. Um genau festzustellen, zu welchem der oralen Hämalbögen ein Radius gehört, muss man die Nerven und Muskeln benutzen. In dem speciellen Fall (Textfig. 13) wählte ich den 12. Radius der Analis und gab ihm die Zahl 1.

Der zur Muskulatur von Radius 1 (12) ziehende Nerv tritt aus einem Neuralbogen, den ich mit 1 bezeichnete, aus (siehe Textfig. 13); der diesem entsprechende Hämalbogen erhielt ebenso die Zahl 1. Man zähle nun die Anzahl der Halbwirbel von Halbwirbel 1 bis zu demjenigen, bei welchem Neural- und Hämalbögen verschmelzen (Textfig. 13 und 17a), man findet 27. Nun zähle man von Radius 1 (12) bis zu dem Radius, der diesem Wirbel 27 ansitzt, und man findet 26. Es besteht also bei diesem primitiven Selachier in der Analis eine vollkommene Concordanz[1]) zwischen der Zahl der Halbwirbel und der Zahl der Radien. Eine gleiche Concordanz besteht aber auch zwischen der Zahl der Radien der Dorsalis und der Zahl der Halbwirbel, die keine ansitzenden Radien tragen. Da bei der Dorsalis die Neigung der Radien von der Mitte der Flosse aus caudal und oral verschieden ist, so darf man ziemlich bestimmt annehmen, dass im vorderen Theil der Flosse zu einem Radius der senkrecht unter

---

1) Dass sich ein Radius weniger findet (an Stelle des Verhältnisses 27:27 nur 26:27), ist leicht verständlich, wenn man auf der Textfig. 17a sieht, wie rudimentär Radius 30, 35 und 36 sind; sehr gut konnte einer ganz verschwinden. Auch Dysmetamerie der Muskelbündel (BRAUS, 1904, p. 183) kann eventuell solche Abweichungen erklären.

ihm liegende „Halbwirbel" gehört; so entspricht (Textfig. 13) „Halbwirbel" 1 oder 2 dem Radius 1. In der Dorsalis zähle ich 26—27 [1]) Radien. Zählen wir nun die „Halbwirbel" bis zu demjenigen, der wieder einen ansitzenden Radius trägt, so finden wir 26—27. Diese genaue Uebereinstimmung ist überraschend, denn man hätte vermuthen können, dass der eine oder andere Radius ganz rudimentär geworden und verschwunden wäre, wie ja der über „Halbwirbel" 28 schon sehr klein ist, und dass so eine scheinbare Discrepanz zwischen den Zahlen eingetreten wäre. Doch dies ist nicht der Fall. Immerhin wäre es ja möglich, dass der vorderste Radius vielleicht einem Neuralbogen zugetheilt wurde, gegen den er um einen „Halbwirbel" verschoben war, so dass die Uebereinstimmung dann nicht mehr so minutiös genau 27 : 27, sondern vielleicht 27 : 28 wäre. Ich möchte gleich bemerken, dass ich den Concordanzen der ventralen Flossen den entscheidenden Werth beilege. Dass im hinteren Theil der Dorsalis (etwa Radius 13—27) die Radien nicht mehr über den zu ihnen gehörigen Wirbeln liegen, erklärt sich daraus, dass hier durch die Bildung der hinteren Einschnürung und durch Concrescenzen der Radien eine starke Concentration der Flossenbasis eingetreten ist.

So dürfte durch diese Beobachtungen den Anschauungen jener Forscher, die in der Discrepanz zwischen den Zahlen der Radien und der unterliegenden Wirbel einen Beweis für die getrennte Anlage des Flossenskeletes vom Axenskelet sahen, der Boden entzogen sein. Bei *Chlamydoselachus*, wo sich die ursprüngliche Concordanz noch nachweisen liess, sehen wir den Weg, Concentration der Flossenbasis, durch welche die Discordanz hervorgebracht wird, schon eingeschlagen. Durch eine Andauer dieser Concentration kommen dann Flossen zu Stande, bei denen (siehe *Cestracion* Textfig. 23a und b) 14 Radien auf 4 Wirbel kommen. Wer solche Flossenformen für primitiv hält, der kann allerdings, zumal ohne Berücksichtigung der Innervation, die Behauptung Gegenbaur's nicht verstehen.

Man könnte nun sagen, die Concordanz, wenn sie sich findet, sei eine secundäre Anpassungserscheinung. Etwa so, wie (siehe p. 142 [474]) in Correlation zum unterliegenden Knorpelskelet aus vielen kleinen wenige grössere Placoidorgane sich differenzirten, hätten sich aus einer hohen Zahl von Radien nur wenige, die der Zahl der Neuralbogen entsprachen, erhalten. Ich würde diesen Einwand zugeben, wenn an den Neuralbogen prominente Neurapophysen, wie etwa bei den Pleuracanthiden, vorhanden wären; diese hätten auslesend auf die Radien wirken können. Die einheitliche cylindrische Masse der Squalidenwirbelsäule kann das nicht.

Bisher konnte ich die Gegenbaur'sche Hypothese nur insofern unterstützen, als ich den Angriffen Thacher's, Mivart's, Balfour's, Parker's, Mayer's u. A. gegenüber darauf hinwies, dass sich eine Concordanz der Flossenradien und „Halbwirbel" findet. Diese ist eine nothwendige Vorbedingung für Gegenbaur's Hypothese; sie genügt jedoch noch nicht, um ihre Richtigkeit zu beweisen. Denn es könnte behauptet werden, dass dieselbe Ursache, die Gliederung des Körpers in Myomeren, welche eine bestimmte Anzahl von Wirbelanlagen hervorbrachte, nothwendig auch die Anlage einer gleichen Zahl von Radien herbeiführen musste.

Ich hoffe jedoch, dass die folgenden Beobachtungen wenigstens für die Analis den Beweis erbringen werden, dass diese Anlage der Radien mit dem Axenskelet im primitiven Verband stand.

Wie die Textfig. 17b zeigt, ist der 50. ventrale Radius (die Analis mitgerechnet), welcher der Caudalis angehört, mit dem Hämalbogen im Zusammenhang wie alle folgenden. Dass dieser Zusammenhang ein primitiver sei, wird wohl nur von Thacher und Mayer bestritten. Verfolgen wir die Flossenradien nach vorne, so finden wir, dass neben der bei Radius 49 aufgetretenen Abgliederung vom Hämalbogen

1) Höchstwahrscheinlich sind es 27 Radien, da zwischen Radius 14 und 15 der Textfigur ein Radius vorhanden zu sein scheint; es wurde bei der Textfigurenbezeichnung aber der ungünstigere Fall, dass es nur 26 seien, angenommen.

bei dem Radius 37 (Textfig. 17a) noch eine zweite Gliederung, die des Radius selber, aufgetreten ist. Der Radius 36 ist nicht im Zusammenhang mit dem Axenskelet. Sehen wir nun die Hämalbogen vor Hämalbogen 26 an (vergl. auch Textfig. 13), so zeigt sich, dass 18—25, ebenso wie 26, noch einen kurzen Knorpel tragen. Bis Hämalbogen 26 ist dieser Knorpel ein basaler Theil des Radius, und seine Abgliederung vom Hämalbogen wird nur dadurch verständlich, dass er als ein Theil des den äusseren Agentien eine ausgedehnte Angriffsfläche (einen langen Hebel) darbietenden Radius sich abgliederte. Die kurzen Knorpel von Hämalbogen 18—25 können in ihrer jetzigen Gestalt unmöglich abgegliedert sein; wir werden vielmehr zu dem Schluss gezwungen[1]), dass sie sich auch abgliederten als Theile von Radien. Diese Radien aber trennten sich an der bei Radius 26 vorhandenen Gliederung und blieben in der Analis erhalten. Schon das Auftreten der Gliederung bei Radius 26 war ein Anzeichen, dass eine grössere Unabhängigkeit vom Axenskelet nöthig war; eine solche Unabhängigkeit wurde weiter vorne durch vollständige Trennung erreicht. Noch im hinteren Theile der Analis ist die räumliche Trennung (siehe Textfig. 17a) eine unbedeutende; weiter vorn (Textfig. 13) erreicht sie successive höhere Grade.

So lässt sich, wie mir scheint, an einer primitiven Form, wie bei *Chlamydoselachus*, der thatsächliche Beweis für GEGENBAUR's viel bestrittene, von BRAUS aber angenommene Ansicht von der Abstammung der unpaaren Flossen vom Axenskelet erbringen[2]). Auch an anderen Formen, z. B. sehr klar bei *Pristiurus*, weniger überzeugend bei *Hexanchus*, finden sich Verhältnisse, die dasselbe beweisen. Es würde zu weit führen, dies hier zu erörtern; ich zweifle aber nicht daran, dass genaue Untersuchung auch bei anderen Formen das Gleiche lehren wird.

Die Concordanz der Radien und „Halbwirbel" resp. (vordere Dorsalis) das Verhältnis 2 : 1 der Radien zu den Wirbeln stellte ich z. B. noch bei *Odontaspie americana* fest.

Sogar bei Squaliden mit stark umgewandeltem Flossenskelet halte ich es für möglich, dass genaue Untersuchung der in die Flosse tretenden Nerven eine Concordanz der Radien mit den „Halbwirbeln" resp. (vordere Dorsalis mancher Formen) Radien zu Wirbel wie 2 : 1 ergeben wird. Manche der Figuren MAYER's auf Taf. XIX scheinen mir keineswegs hiergegen zu sprechen.

Wie Textfig. 17a und 17b zeigen, besteht keine genaue Concordanz zwischen den dorsalen Radien der Caudalis und den axialen Elementen. Nehme ich die 20 ersten Radien dieser Caudalis, so finde ich, dass ihr nur 17 „Halbwirbel" entsprechen. Ich glaube, dass diese Discordanz sehr leicht als eine secundäre zu erklären ist, denn die rudimentären Radien *rn* auf Texfig. 17a und 17b, die theilweise gar nicht mehr bis zur Wirbelsäule reichen, sind mitgezählt. Es ist aber klar, dass, wenn ein Radius rudimentär wird, andere an seine Stelle treten; so rücken die Radien zusammen, und das Verhältniss der „Halbwirbel" zu den Radien bleibt nicht 17 : 17, sondern wird 17 : 20. In caudaleren Theilen der Schwanzflosse, wo Verschmelzungen der „Halbwirbel" vorkommen, weicht das Verhältniss natürlich noch etwas mehr von 1 : 1 ab.

Ist demnach auch für die dorsale Caudalis und Dorsalis eine primäre Concordanz nicht unwahrscheinlich, so lässt sich allerdings auch bei *Chlamydoselachus* keinerlei directer Beweis für eine ehemalige Continuität[3])

---

1) Eine sehr gekünstelte Erklärung könnte lauten, diese kleinen, unten an Hämalbogen 18—25 sitzenden Knorpel seien Rudimente von Radien der Caudalis, die zu Grunde gingen, als eine Einwanderung der Analis von vorne eintrat. Wie ich oben an den Nervenverhältnissen erläuterte, ist eine solche Wanderung aber nicht vorhanden. Durch die Concentration der Flosse kommen zwar geringe Discordanzen zu Stande (siehe Textfig. 17a), aber nicht nur derart, dass die Radien immer caudal gegen ihren Hämalbogen verschoben wären; vielmehr kommen auch Verschiebungen nach vorne vor. So entspricht die Basis von Radius 23 Hämalbogen 22. Auch die höchst interessanten rudimentären Radien 24 (35) und 25 (36) sprechen gegen eine derartige Erklärung. Auch gegen eine Deutung als untere Intercalarstücke spricht die eigenthümliche Localisation und Art der Ausbildung entschieden.

2) Es werden daher die Vertreter der Seitenfaltentheorie, wenn sie eine Parallele zwischen den Radien der continuirlichen unpaaren Flosse und denen der supponirten Seitenfalte ziehen, sich zum mindesten auf die ventralen unpaaren Flossen nicht mehr beziehen können, denn diese stammen vom Axenskelet ab, während für die Radien der Seitenfalte eine freie Entstehung angenommen wird.

3) Es liegt mir natürlich fern, eine primäre Discontinuität der dorsalen Flossen mit dem Axenskelet a priori von der Hand zu weisen, es könnte ja in der auf p. 137, 469 angedeuteten Weise primäre Concordanz recht gut neben primärer Discontinuität bestehen.

mit dem Axenskelet erbringen. Dass ein solcher bisher nicht zu erlangen war, darf uns nicht entmuthigen, war doch auch für die Analis bisher der Nachweis nur bei *Chlamydoselachus*, *Hexanchus*? und *Pristiurus* zu führen, ein einmaliger Nachweis einer primären Continuität im Gebiete der dorsalen Caudalis würde die hundert negativen Befunde entkräften. Es ist sogar nicht ganz ausgeschlossen, dass die Fig. 3, Taf. XVI von Mayer bei *Scyllium canicula* (Embryo)[1]) schon einen Fall von primärer Continuität der dorsalen Caudalis mit dem Axenskelet bedeutet (vergl. auch Braus, 1904, p. 189).

Hier möchte ich nur noch erwähnen, dass bei den Holocephalen (*Chimaera*), von deren continuirlicher Flosse bei der Gültigkeit von Gegenbaur's Erklärung eine Concordanz der Radienzahlen und der Bogenknorpel zu verlangen ist, eine solche auch besteht)[2]) (siehe z. B. Textfig. 9a). Hier kommen 20 Radien auf 17 Knorpel; diese geringe Discordanz beruht darauf, dass hier in dem vorderen Theil der Flosse die Radien etwas gedrängter stehen. Weiter hinten existirt genauere Concordanz. Leider liess sich nicht für alle 112 Radien, die ich bis zum caudalen Einschnitt der Dorsalis zählte, die Zahl der zugehörigen Wirbelknorpel ermitteln, da in caudaleren Theilen diese nicht mehr deutlich erkennbar sind. Dass der vom Axenskelet weit entfernten Lage der Flossenradien keine entscheidende Bedeutung beizulegen ist, lehrt ihr Zusammenhang mit diesem in caudalen Theilen (siehe Textfig. 16).

3. Die Gestalt der Einzelpinnae der Squaliden. Versuch einer Erklärung des Zerfalls der continuirlichen Flosse in Einzelpinnae.

Kehren wir nach dieser Ausführung wieder zu dem auf p. 135 [467] verlassenen Thema zurück.

Wir sahen, dass bei *Chlamydoselachus* wie bei *Chimaera* am Vorderende des caudal vom Einschnitt gelegenen Pinnatheiles die Rückbildungserscheinungen der Radien, die wir von den Einzelpinnae so wohl kennen, aufgetreten sind. Am hinteren Ende des vor dem Einschnitte gelegenen Theiles finden wir schon die Concrescenzen, welche gerade am Hinterende der Selachierflossen namentlich durch die Arbeit Thacher's in so grosser Mannigfaltigkeit aufgedeckt wurden. Hier bei *Chimaera* ist dieser Einschnitt noch ein sehr geringer, da die Bedingungen (vergl. weiter unten) für die Ausbildung einer stark prominenten Flosse noch nicht gegeben sind; dagegen ist bei der freien Beweglichkeit der einzelnen Radien eine undulirende Bewegung leicht möglich.

Anders wird das bei der Mehrzahl der Squaliden. Hier stehen die Radien dicht gedrängt hinter einander, sind oft tief in die Rumpfmuskulatur eingebettet oder gar mit dem Axenskelet verbunden (siehe die Textfiguren), und schon die Kürze der Einzelpinnae lässt keine ausgiebige undulirende Bewegung zu. Eine solche Einzelpinna vereinigt nun die Eigenschaften eines Kieles (mit dem festen Vordertheile) und eines Steuers; die letztere Function wird ermöglicht durch die Bildung der mehrfach erwähnten hinteren Einschnürung. In gewissem Maasse mag ihr auch eine locomotorische Function zukommen (vergl. hierzu z. B. Strasser's Beobachtungen am Hecht, 1882, p. 119).

Durch eine solche Einschnürung wird nun, wenn ich mich so ausdrücken darf, ein schräger (tangentialer) Zug nach hinten ausgeübt. Hornstrahlen, Knorpelradien und Muskulatur rotiren aus ihrer mehr oder weniger perpendiculären Richtung in eine mit ihrem distalen Ende nach hinten geneigte Lage, ja — wie die Figuren von *Heptanchus* und *Hexanchus* p. 133 [465] zeigen — es erreicht der Strahl x sogar eine nahezu horizontale Lage. Dass Concrescenzen der Radien von hohem Nutzen für die Functionirung dieses Steuers

1) Im Allgemeinen scheint nach den bisherigen Erfahrungen wenig Hoffnung zu bestehen, auf dem Wege der Ontogenie — wegen der hier mitspielenden Cänogenien — eine solche Continuität nachzuweisen.

2) Es erscheint mir vollkommen berechtigt, hier Neuralia und Intercalaria für die Zählung zu verwerthen, denn beide dürften ursprünglich gleichwerthig sein. Die streng geregelte Anordnung kommt ja wohl erst secundär zu Stande.

sein mussten, ist leicht verständlich. Wie aus der Textfig. 12 ersichtlich ist, liegt der Strahl x ventral von dem Einschnitt; dadurch ist er für die Stützung des freien Endes der Flosse wenig nützlich[1]) geworden, und es ist zu begreifen, warum er sich an der Concrescenz der hintersten Radien, die noch in den freien Theil der Flosse reichen, nicht betheiligt. So kommt eine Art Biserialität zu Stande.

Ueber die Gründe des Zerfalls der continuirlichen Flosse in Einzelpinnae sind manche Ansichten geäussert worden (vergl. Ryder, 1885, Dean, 1895, und H. Braus, 1904). Den Ansichten der beiden letztgenannten Forscher stimme ich in Vielem vollkommen bei. Nur scheint mir das Auftreten festerer Stützelemente (Knorpelstützen) nicht nothwendig einen Zerfall in einzelne Pinnae zu bedingen. Die Pleuracanthiden und *Chimaera* mit ihrer continuirlichen, von Knorpelstäben gestützten Flosse sprechen dagegen.

Gerade aber die Verhältnisse der Holocephalen scheinen mir den Schlüssel für die Erklärung des Zerfalls, wenigstens bei Selachiern und Holocephalen, zu liefern. Vergleicht man *Callorhynchus* und *Chimaera*, so findet man in allen Organen eine sehr enge Uebereinstimmung. Um so mehr muss es auffallen, dass an Stelle der continuirlichen undifferenzirten Flosse der *Chimaera* bei *Callorhynchus* eine nicht continuirliche, in einzelne stark prominente Pinnae zerfallene zu beobachten ist. Die Ausbildung des Schwanzes ist nun auch bei diesen beiden Formen eine durchaus verschiedenartige. Bei *Callorhynchus* finden wir eine ganz ausgesprochene Heterocerkie; bei *Chimaera* dagegen keine Spur davon, vielmehr, wenn wir von dem langen Schwanzfaden absehen, einen diphycerken Charakter. Obwohl bei *Chimaera* gewiss auch manche Rückbildungserscheinungen und Specialisationen zu beobachten sind, dürfte sie doch, wie namentlich M. Fürbringer 1897 ausführte, weniger specialisirt sein als *Callorhynchus*, und namentlich in der continuirlichen Flosse sehe ich ein unzweideutig primitives Moment. Da wir nun mit Continuität der Flosse oft primäre Diphycerkie Hand in Hand gehen sehen (Dipnoer, Pleuracanthiden), so halte ich auch die Diphycerkie von *Chimaera* für eine primäre. Sollte diese Diphycerkie, wie wenig wahrscheinlich das auch ist, doch (ähnlich wie bei manchen Ganoiden) bei *Chimaera* eine secundäre sein, so haben wir sie jedenfalls in Verbindung mit einer continuirlichen Flosse.

Es ist nun (vergl. namentlich Strasser, 1882) bekannt, dass bei Fischen mit continuirlicher diphycerker Flosse die Bewegung eine undulirende ist; je länger die Flosse, desto besser. Anders wird es bei Formen, bei denen der Schwanz den Hauptantheil der Locomotion übernimmt und, zuerst bei den Selachiern und Chondrostei, die Bildung der Heterocerkie beginnt (vergleiche auch die allgemeinen Andeutungen, die Strasser p. 104, 105 u. 111 giebt). Hier wird die undulirende Bewegung überflüssig; dagegen werden für die Dirigirung des Körpers stärker prominente verstellbare Flossen nothwendig, welche, um kein Hemmniss für die Locomotion zu sein, nicht continuirlich bleiben.

So halte ich den Zerfall der continuirlichen Flosse der Selachier und Holocephalen in einzelne Pinnae für bedingt durch die Erwerbung eines verbreiterten Schwanzes. Dass aber der Schwanz sich zu einem Locomotionsorgan höherer Ordnung erhob, ist aus seiner Lage leicht verständlich.

Wie der orale Theil des Körpers seiner terminalen Lage zufolge die weitgehendste Differentiation zu dem Gebilde, das wir Kopf nennen, eingeht, ebenso ist der distale Theil des Körpers gegenüber dem Rumpf, was die Locomotion anbetrifft, bevorrechtet, an ihm erfährt zuerst die gleichmässige continuirliche diphycerke Flosse Umwandlungen, die zur Heterocerkie führen.

Ob diese Erklärung des Zerfalls der continuirlichen Flosse auch für die Knochenganoiden und Teleostier gilt, sei dahingestellt. Gerade im Gebiete der unpaaren Flosse scheint die Erreichung eines gleichen Endpunktes auf verschiedenen Wegen ein verbreiteter Vorgang zu sein.

---

1) Bei *Raja* (Thacher, Taf. LVIII, Fig. 59) wird ein Strahl, der offenbar die gleiche Lage hat, sogar ganz rudimentär und zerfällt in mehrere Stücke.

Für die Selachier jedoch scheint mir, soweit meine Untersuchungen reichen, eine gesetzmässige Beziehung zwischen der Heterocerkie und der Bildung von Einzelpinnae zu bestehen [1]).

Es würde zu weit führen, das an der Hand der einzelnen Familien nachzuweisen; im Allgemeinen lässt sich aber sagen, dass einer kurzen, aber breiten Schwanzflosse die am stärksten prominenten unpaaren Flossen entsprechen. Sehr viele andere Verhältnisse sind noch zu berücksichtigen; ich hoffe, hierauf noch an anderer Stelle zurückkommen zu können. Nur ein Beispiel sei hier herausgegriffen. Den geringsten Grad von Heterocerkie unter den mir bekannten lebenden Squaliden, ja sogar eine ausgesprochene Diphycerkie des Skelets finde ich bei *Chlamydoselachus*; bei ihm müssten nach meiner Anschauung darum die Flossen eine möglichst geringe Prominenz bei doch bedeutender Länge darbieten. Wie man aus GARMAN's Plate I ersehen kann, zeigen in der That die Flossen sehr geringe Prominenz. Namentlich die stützenden Elemente (vgl. meine Textfig. 13) sind äusserst kurz, und Concrescenzen sind erst in sehr geringem Maasse aufgetreten. Auch die Zahl der Radien ist, obwohl doch bei der Kleinheit der Radien ein Rudimentärwerden besonders leicht war und obwohl die schon starke Verminderung der Consistenz des Knorpels in der vorderen Hälfte der Flosse auf eine grosse Tendenz zum Rudimentärwerden schliessen lässt, noch eine sehr hohe; ich finde an der Dorsalis 26, GARMAN nur 22. Die Analis hat nach GARMAN's Figur die sehr hohe Zahl von 33 Radien; ich finde sogar 35. Vergleicht man diese Zahlen mit den bei anderen Haien beobachteten — THACHER findet als Maximum der Analis 27 bei *Sphyrna*. MAYER's Maximum, wenn man von *Pristiurus melanostomus* absieht, beträgt 28—30 Radien bei *Scyllum stellare* —, so sagen sie genug. Die relativ hohen Zahlen bei *Zygaena* kommen überdies nur dadurch zu Stande, dass bei ihr die Radien der Flosse eine ganz aussergewöhnliche Länge haben und dadurch der vollständigen Rückbildung einen viel stärkeren Widerstand entgegensetzen als die kürzeren des *Chlamydoselachus*. Dieser besass, wie es der oben erwähnte Bindegewebszug beweist, in nicht allzu ferner Zeit eine noch bedeutend längere Flosse.

Ueberdies besteht, wie ich p. 136—138 [468—470] eingehend ausführte, sogar, was die Skeletelemente der Flossen anbetrifft, eine continuirliche Erhaltung derselben. Die Analis von *Hexanchus* und *Heptanchus* ist weit weniger primitiv. Zunächst finde ich für beide nur je 20 Radien, und dann ist es auch in Anpassung an die Steuerfunction zur Bildung der grossen Platten, die wir schon bei der Dorsalis kennen lernten, gekommen [2]). Nur von einem der mir bekannten Squaliden wird die Analis des *Chlamydoselachus* an Zahl der Radien übertroffen: bei *Pristiurus melanostomus* finde ich 43 Radien (MAYER 42). In ausgezeichneter Weise aber lässt sich sehen, wie hier der grossen Länge der Analis eine geringe Prominenz der Flossen bei dem Fehlen von Concrescenzen der Radien und eine sehr schwach entwickelte Heterocerkie entspricht. Gerade die Analis dieses Squaliden ebenso wie die des *Chlamydoselachus* scheint mir auch einen Schlüssel zum Verständniss der „Halbwirbel" der Selachier zu bieten. Ich hoffe hierauf an anderer Stelle einzugehen.

4. Ueber die Entstehung der Stachelflossen.

Nach den oben p. 132—134 [464—466] gegebenen Ausführungen wird, wie ich hoffe, wohl Niemand mehrbezweifeln, dass, im Gegensatz zu der von REIS vertretenen Ansicht, die Stachelflossen stark differenzirte Gebilde sind. Ich möchte jetzt nur in Kürze zu schildern versuchen, wie eine solche Stachelflosse aus einer primitiveren entstand.

In Textfig. 18 ist ein Theil der Dorsalis einer über 25 cm langen *Rhina squatina* wiedergegeben.

---

1) Die Batoiden wurden vorläufig nicht berücksichtigt, da ihre extrem differenzirte Organisation wenig Erfolg auf Gewinnung sicherer Resultate verhiess.

2) Die hier gegebene Erklärung des Zerfalls der continuirlichen Flosse in Einzelpinnae gilt natürlich nicht für den Flossenanhang des Stachels der Holocephalen, für dessen Trennung von der continuirlichen ist, wie aus meinen Ausführungen p. 130 [462] zu ersehen ist, die Ausbildung des Stachels verantwortlich zu machen.

Vor der grösseren Basalplatte finden sich die schon von Mivart und Mayer beschriebenen Knorpelstäbe, die der Basalplatte serial homolog sind. Bei meinem Exemplar (Textfig. 18) ist einer der Stäbe erst theilweise der Platte angegliedert; ich finde einen Knorpel mehr als Mivart.

Schon Duméril (1865, p. 465) erwähnt auf der dorsalen Mittellinie sehr junger Rhinae „une rangée de tubercules fort petits et extrêmement rapprochés les uns des autres qui par cette double particularité diffèrent complètement des tubercules volumineux, à pointe aigue espacés et beaucoup moins nombreux que porte la même région chez la *Squatina aculeata*, où ils persistent pendant toute la durée de la vie“ etc. Betrachten wir nun diese kleinen Hautzähnchen auf meiner Textfig. 18 genauer, so ergiebt sich die That-

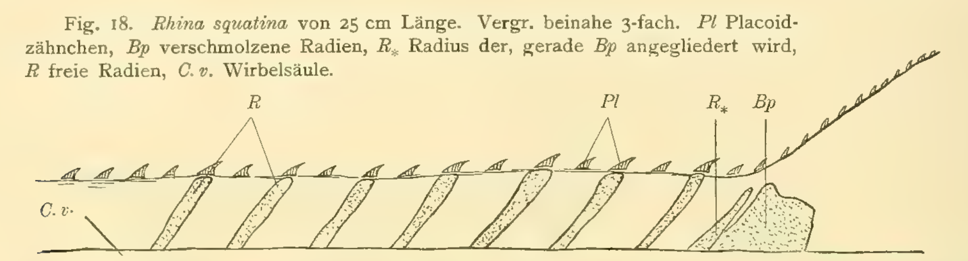


Fig. 18. *Rhina squatina* von 25 cm Länge. Vergr. beinahe 3-fach. *Pl* Placoidzähnchen, *Bp* verschmolzene Radien, R_* Radius der, gerade *Bp* angegliedert wird, *R* freie Radien, *C. v.* Wirbelsäule.

sache, dass ein Alterniren von etwas grösseren mit wenig kleineren stattfindet. Suchen wir nach dem Grund für dieses eigenartige Verhalten, so finden wir ihn darin, dass den etwas grösseren Placoidorganen die erwähnten Knorpelstäbe unterliegen; durch sie gestützt, konnten sich die Hautzähnchen hier etwas höher entwickeln. Die Basis des Placoidorganes liegt den Knorpelstäbchen direct auf; weiter ist der Anschluss noch nicht gediehen. Dem entsprechen die so geringen Unterschiede in der Grösse der Zähnchen, immerhin sind diese doch so bemerkbar, dass ich am unverletzten Thier mit Sicherheit aus der Anordnung der Zähnchen auf die Lage der unterliegenden Knorpel schliessen konnte.

Sehr instructiv ist nun die Correlation dieser Knorpelstäbchen und Zähnchen beim Vergleich des jungen Thieres mit dem erwachsenen zu beobachten.

Die Knorpelstäbe wie die ganz unpaare Flosse von *Squatina* befinden sich auf dem Wege der Rückbildung [1]). Beim jungen Thier von ca. 25 cm noch bis direct zum Integument reichend (Textfig. 18 u. 19 Schema I), finden wir sie beim erwachsenen von ca. 80 cm (Textfig. 19, Schema II) von diesem durch eine dickere Lage von Bindegewebe getrennt. Nun sind nicht mehr die über den Radien liegenden Zähnchen die besonders bevorrechteten [2]), vielmehr findet durch die dicke Lage Bindegewebes eine gleichmässige Vertheilung des stützenden Widerstandes statt, wie man das leicht bei dem Vergleich der beiden Schemata ersehen kann. Ausnahmsweise nähert sich auch noch ein Stäbchen dem Integument bedeutend, und dann finden wir hier noch ein grösseres Zähnchen. Im Allgemeinen bleiben natürlich auch bei dem alten Thier die vor der Dorsalis in der Mediane liegenden Zähnchen bevorrechtet gegenüber den lateralen Theilen, wo den mangelnden Stützen ein gleichmässig dichtes kleinkörniges Chagrin entspricht. Auch weiter oral in der Medianlinie, in einer Gegend, in welcher keine Stäbchen mehr angetroffen werden, finden sich in regelmässigen Abständen grössere Zähnchen; sie liegen genau dem Medianseptum der dorsalen Rumpfmuskulatur



Fig. 19. I Schema des Verhaltens der Placoidzähnchen zu den Flossenradien bei einer jungen *Rhina squatina*, II bei einer alten.

1) Bei Mivart's Exemplar (Taf. LXXVII, Fig. 5) ist ein Stäbchen schon zu einem sehr kleinen Körperchen reducirt.

2) Dass wir die besonders grossen Zähnchen des jungen Thieres beim alten nicht mehr finden, erklärt sich wohl durch einen Ersatz abhanden gekommener Schuppen. Grössere mussten dabei aus den oben erwähnten Gründen durch kleinere Ersatz finden.

auf und scheinen da localisirt zu sein, wo ein Querseptum an das Medianseptum tritt. Es ist klar, dass an solchen Stellen eine bessere Stützung als über der Muskulatur gewährleistet ist.

Weitere Untersuchungen an einem grösseren Material sind über die Beziehungen zu den Septen noch zu machen; ich nahm solche nur an einem Exemplar vor. Ueberhaupt wären eingehende Untersuchungen über die Bedingungen der Localisationen der Hautzähnchen sehr erwünscht.

Auf Textfig. 17a, p. 135 [467] ist auch sehr gut eine solche Correlation zwischen Knorpel und Hautskelet zu sehen. Wir finden über den in genau dorsoventraler Richtung verlaufenden dorsalen Radien der Caudalis ein relativ gleichmässiges, dichtes Chagrin, dagegen über den nach hinten gerichteten Radien grössere, in derselben Richtung geneigte Zähnchen. Es ist aus der Figur leicht ersichtlich, dass nur durch diese nach hinten geneigten Radien den Zähnchen ein sicheres Widerlager geboten wird. Immerhin liegt hier der Fall nicht ganz so klar, wie vorhin bei *Squatina*. Man müsste erwarten, dass in noch caudaleren Theilen der Schwanzflosse, wo die Radien vom Integument etwas entfernt liegen, diese grossen Zähnchen, da sie ja über den verticalen Radien fehlten, nach der eben gegebenen Erklärung nicht vorhanden seien. Dies ist aber nicht der Fall. Zwar verlieren sie beim Eintritt der Trennung von den Radien etwas an Grösse, sind aber doch noch recht ansehnlich (Garman, Plate I). Eine andere Erklärung für das Fehlen grösserer Zähnchen, nicht nur über dem Rumpftheil hinter der Dorsalis, dem die Radien entzogen sind, sondern auch über den ersten Radien der Caudalis besteht vielleicht darin, dass der caudale Theil der Dorsalis etwa bis in diese Gegend überragt.

Denken wir uns den Process des Anschlusses der Placoidorgane an das Knorpelskelet, den wir bei *Rhina squatina* in seinen ersten Anfängen und zugleich vergänglich finden, fortgesetzt, so kämen wir zunächst zu einem Stadium, bei dem die an den Knorpel angeschlossenen Zähnchen noch grösser, die zwischenliegenden dagegen kleiner werden und schliesslich auf ähnliche Weise, wie ich das 1903 (p. 419—425, Taf. XVIII) für die Hyoidradien darlegte, von ihren mächtigen Nachbarn zum Verschwinden gebracht werden.

Findet sich ein solches Stadium bei irgend einem Thier erhalten? Nun, man erinnere sich an die oben (p. 142 [474]) aus Duméril über *Rhina aculeata* citirte Stelle, und man wird finden, dass mit dieser Beschreibung das zu postulirende nach Grösse und Anordnung (weitere Abstände) genau übereinstimmt. Leider konnte ich keine junge *Rhina aculeata* untersuchen, um zu sehen, ob auch das Verhalten des Knorpelskelets dem Verlangten entspricht. Sollten beim jungen Thier, wie ich vermuthe, diese Beziehungen bestehen, beim Erwachsenen aber nicht mehr, so würde die Erhaltung der grossen Stacheln während des ganzen Lebens entweder darauf zurückzuführen sein, dass diese besser fixirt waren — der Flossenstachel der Spinaciden und Cestraciontiden wird ja, soweit wir wissen, auch nicht gewechselt — oder aber die Stacheln, die bei *Rhina squatina* noch so wenig imponirten, waren nun schon zu einem so wichtigen Schutzmittel geworden, dass sie im Kampfe ums Dasein dauernde Existenx erlangten und sich bei Verlust wieder ersetzten.

Wir fanden hier bei *Rhina* eine grössere Anzahl von Flossenstützen mit Placoidorganen in Verbindung treten. Geringe Unterschiede in den Grössen dieser Stützen können schon ein Ueberwiegen der oder jener Placoidorgane im Gefolge haben. Ist ein solches Ueberwiegen eines oder einiger Stacheln einmal eingeleitet, dann ist es nicht mehr weit bis zu deren vollkommenem Dominiren und der Rückbildung der anderen. So finden wir bei den Spinaciden, Cestraciontiden und bei *Hybodus* nur 2 dorsale Stacheln. Dies hängt natürlich damit zusammen, dass eine Trennung der continuirlichen Flosse in separate Pinnae, wie wir sie auch bei nicht spinaciden Haien finden (siehe über die Gründe p. 140 [472]), zur Zeit der Bildung der Stacheln schon bestand.

Es ist eine verbreitete Ansicht, die Flossenstacheln seien immer die ersten Stacheln der Flosse, woraus hervorgehen würde, dass sie sich sehr spät, zu einer Zeit, in der die Flossen bereits ihre geringe

jetzige Länge hatten, gebildet hätten. Das ist nicht richtig. Schon THACHER (1877) bildet Taf. LVII und LVIII bei *Acanthias americanus* einen Knorpelstab vor der vorderen Dorsalis und im Maximum 5 Knorpel vor der hinteren Dorsalis ab. Er geht aber im Text nicht hierauf ein, und in der Folge scheint Niemand mehr, ausser MAYER, diese Knorpel beobachtet zu haben, und auch dieser nur bei der 2. Dorsalis (Taf. XVIII, Fig. 7).

Ich finde bei einem jungen *Acanthias blainvillei* von 20 cm Länge den Strahl vor dem Stachel der 1. Dorsalis bedeutend grösser als MIVART. Bei einem noch kleineren Exemplar von 7 cm Länge war ein solches Strahlenrudiment noch nicht angelegt. Bei einem *Acanthias vulgaris* fand ich vor der 1. Dorsalis sogar 2 Radien, von denen der eine noch Gliederung zeigt, ein Beweis dafür, dass zur Zeit der Bildung des Flossenstachels hier noch eine grössere Anzahl von Radien gelegen haben muss, denn ein Strahl, der sogar noch, nachdem er durch die Ausbildung des Stachels seiner ursprünglichen Function beraubt ist, so mächtig erhalten bleibt, kann nach allem, was wir über den Bau der stachellosen Flossen wissen, nicht dem Vorderende der Flosse entsprochen haben. Dies ist um so unwahrscheinlicher, als ich auch vor der 2. Dorsalis, ähnlich wie bei *Acanthias blainvillei*, noch die Reste von 3 Strahlen fand. Auch ist, wie ich oben ausführte, anzunehmen, dass der Stachel sich auf einem grösseren Radius anlegt. Grössere Dimensionen erreichen aber im Allgemeinen in Folge der namentlich vorn einsetzenden Reduction die Radien der stachellosen Flossen erst zu Ende des ersten oder zu Anfang des zweiten Drittels ihrer Zahl, d. h., wenn wir z. B. eine Flosse von 24 Radien haben, werden im Allgemeinen die ersten 7 Radien ziemlich unbedeutend sein. Natürlich lässt sich hier keine zahlenmässige Relation feststellen, so viel aber wird man aus dem Vergleich mit stachellosen Flossen entnehmen können, dass vor dem Stachel immer nur eine mehr oder weniger hohe Zahl von Radien gelegen haben muss; auch das Verhalten der Nerven spricht hierfür. Dass solche Strahlen vor dem Stachel bisher nur bei *Acanthias* gefunden wurden, kann nicht Wunder nehmen, denn gerade die Ausbildung des Stachels musste die davor liegenden Radien zur vollkommenen Bedeutungslosigkeit herabdrücken. Dass die Behauptung, ein Stachel bilde sich nur an einer solchen Stelle aus, wo ein Radius anderen gegenüber überwiege, richtig ist, dafür zeugen auch die Verhältnisse der Pleuracanthiden und Holocephalen. Bei ihnen kann, da die Flosse continuirlich ist, von einem Ueberwiegen eines Strahles über andere nur am Vorderrande der Flosse die Rede sein, denn nur hier hat ein Radius nicht einen gleich gearteten vor sich. Daher finden wir bei *Pleuracanthus* den Stachel am Kopf, bis wohin sich die Flosse erstreckte (vergl. p. 128 [460]), bei den Holocephalen direct caudal von diesem.

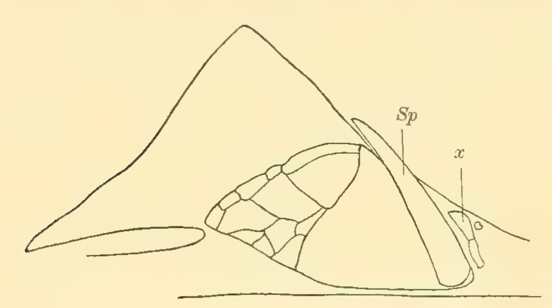


Fig. 20. *Acanthias vulgaris*, 1. Dorsalis. *Sp* Stachel, *x* Radien, die vor dem Stachel liegen.

Ich möchte jetzt noch kurz die Umwandlungen besprechen, die Skelet und Muskulatur einer Flosse bei Ausbildung eines Stachels erfahren.

Textfigg. 13 und 21 zeigen uns den Zustand primitiver Flossen, die aus einer Anzahl gleichwerthiger Radien bestehen. Dem entsprechend finden wir die Muskulatur in untereinander parallel geordneten Bündeln (Textfig. 22). Anders muss das bei einer Flosse werden, die einen Stachel erwarb. Die Muskelbündel haben es dann bei ihrer Contraction nicht mehr mit einer Reihe gegliederter, mit ihren Theilen leicht gegen einander beweglicher Radien zu thun, vielmehr setzt der ungegliederte mächtige Stachel, mit dessen Ausbildung meist eine tiefere Einsenkung des Flossenskelets Hand in Hand geht, einer freien Beweglichkeit in der bisherigen Form ein Hinderniss entgegen. Soll noch eine Beweglichkeit einzelner Theile der Flosse bewahrt bleiben, so muss eine Umordnung der Muskulatur nothwendig eintreten. In dem Stachel paralleler

Richtung kann sie nicht mehr wirken; dagegen stehen einer Contraction in mehr longitudinaler (oro-caudaler) Richtung, die für die Ausübung der neuen Function der Steuerung nothwendig ist, keine Hindernisse entgegen. So wird der Zustand bei *Cestracion* erreicht (Textfig. 23a). Eine solche Umordnung der Muskulatur konnte um so leichter eintreten, als der Ursprung an dem dem mächtigen Stachel angeschlossenen Knorpel und dem Stachel selbst sehr vortheilhaft ist. Durch die Zusammendrängung der Muskelbündel nach dem unteren Theil des Stachels hin geht hier die Sonderung in

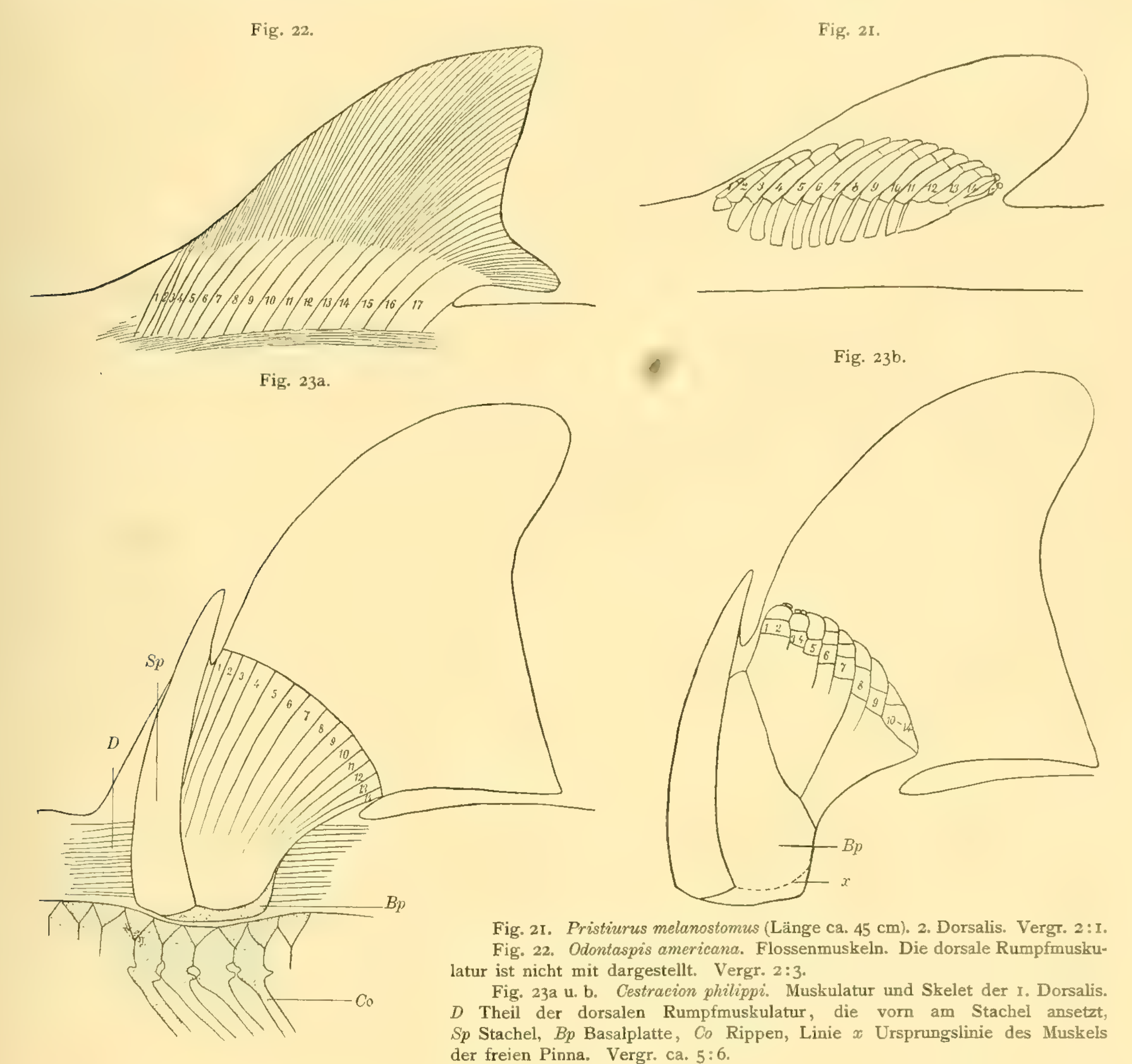


Fig. 21. *Pristiurus melanostomus* (Länge ca. 45 cm). 2. Dorsalis. Vergr. 2:1.

Fig. 22. *Odontaspis americana*. Flossenmuskeln. Die dorsale Rumpfmuskulatur ist nicht mit dargestellt. Vergr. 2:3.

Fig. 23a u. b. *Cestracion philippi*. Muskulatur und Skelet der 1. Dorsalis. *D* Theil der dorsalen Rumpfmuskulatur, die vorn am Stachel ansetzt, *Sp* Stachel, *Bp* Basalplatte, *Co* Rippen, Linie *x* Ursprungslinie des Muskels der freien Pinna. Vergr. ca. 5:6.

einzelne Muskelbündel verloren. Dem entspricht auch die Verschmelzung der einzelnen Knorpelradien zu einer Basalplatte [1]); je mehr sich nach der hinteren oberen Flossenperipherie hin die Bündel noch gesondert erhalten, desto mehr einzelne Radien sind noch zu unterscheiden. Es beruht das darauf, dass

1) Zur Verschmelzung der Radien als Basalplatte dürfte der Stachel vielleicht nicht nur indirect durch die veranlasste Umordnung der Muskulatur, sondern auch direct durch ein Stützbedürfniss beigetragen haben. Bei einem Embryo von *Acanthias blainvillei* fand ich Basalplatte und Knorpelpulpa des Stachels noch getrennt.

das zwischen den einzelnen Bündeln befindliche Bindegewebe fest an das zwischen den Radien befindliche befestigt ist. Wie der Vergleich der beiden Textfiguren lehrt, kann die Concrescenz der Radien, die doch hier ursprünglich durch die Anordnung der Muskulatur bedingt war, dem Confluiren der Muskeln voraneilen. So sind z. B. die Muskelbündel 10—14 noch wohl geschieden, die Radien 10—14 aber verschmolzen. Der Grund hierfür ist leicht einzusehen.

Die Flosse als Ganzes ist in diesem Stadium relativ wenig activ beweglich; die Basalplatte, der bei den Holocephalen eine hohe Bedeutung für die Bewegung des Stachels zukommt, besitzt eine solche hier nicht; die enge An-, ja Einlagerung des Stachels in die Wirbelsäule lehrt, dass hier namentlich eine Fixation erreicht werden sollte. Die vor dem Stachel liegende dorsale Rumpfmuskulatur, die an dessen vorderer Umgrenzung ansetzt, kann eine Rotation der Flosse nach vorne hervorrufen. Erleichtert wird eine solche Bewegung durch die Concentration der Flossenbasis, die sich schon äusserlich (Textfig. 23) an der Gestalt der Flosse ausspricht und durch die oben erwähnten Gründe bedingt ist.

Wenden wir uns nun zu den Holocephalen, so finden wir, dass im Bau der Stachelflosse noch wesentliche Veränderungen eingetreten sind.

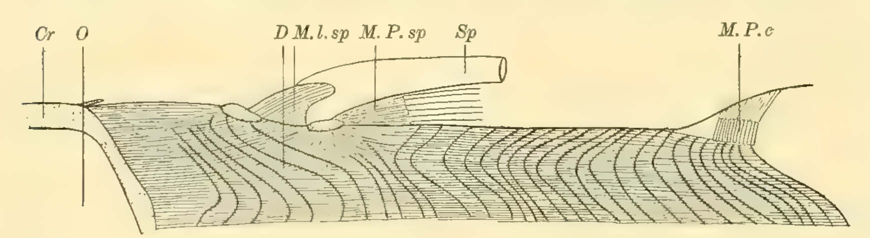


Fig. 24. *Chimaera monstrosa.* Theil der dorsalen Rumpfmuskulatur, *Cr* Cranium, *O* Orbita, *D* dorsale Rumpfmuskulatur, *M.l.sp* Musculus levator spinae, *Sp* Spina, *M.P.sp* Muskulatur der freien Pinna, *M.P.c* Muskulatur der continuirlichen Flosse. Vergr. ca. 3:5.

Schon äusserlich zeigt sich, dass die Flosse, die bei Spinaciden, *Cestracion* und *Hybodus* noch eine recht ansehnliche war, nun einen unbedeutenden Appendix darstellt, welcher, wenn der Stachel in der Falte lagert, ganz ausser Function gesetzt ist. Immerhin wäre es unrichtig, anzunehmen, dass einer successiven Ausbildung des Stachels eine successive Rückbildung der Flosse entsprach. Dies ist insofern zutreffend, als, wie ich oben (p. 130 [462]) auszuführen suchte, die Continuität der Flosse leidet; aber die dem Stachel benachbarten Flossenstrahlen nehmen doch wie er an Bedeutung zu, wenn auch sonst die Flosse den Charakter einer rudimentär werdenden hat. Von der Basalplatte ziehen nur noch geringe Muskelmassen zu den Hornstrahlen.

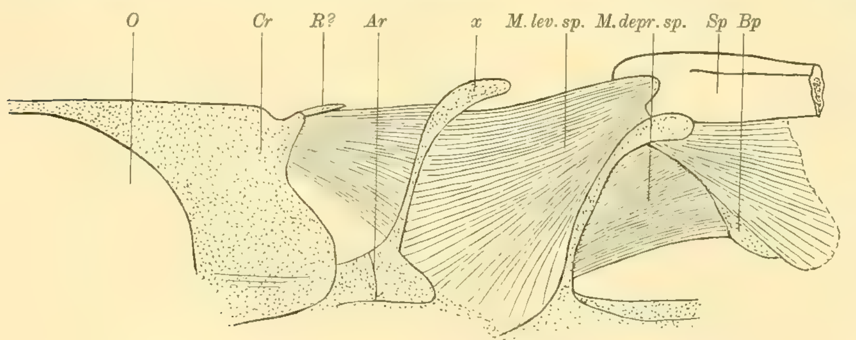


Fig. 25. *Chimaera monstrosa.* *R.?* Radius der am Cranium angegliedert ist ??. *Ar* Articulation des Craniums mit Wirbelsäule, *M. depr. Sp* Musculus depressor spinae, *Bp* Basalplatte. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 24. Natürl. Grösse.

Dem mächtigen Stachel entspricht dagegen eine sehr kräftige Muskulatur. Diese Muskeln liegen medial von der übrigen, gleichmässig von Myosepten durchzogenen dorsalen Rumpfmuskulatur, die sie (vergl. Textfig. 24) zum grössten Theil verdeckt. In Textfig. 25 sind diese mächtigen lateralen Muskelmassen weggenommen, und man sieht nun die eigentliche Muskulatur des Stachels. Aufgerichtet aus seiner Falte wird er durch den mächtigen Musculus levator spinae, zurückgeklappt durch den Musculus depressor spinae, der noch von einem grossen Theil der Innenfläche der grossen, aus verschmolzenen Wirbeln bestehenden Knorpelmasse seinen Ursprung nimmt und seine Insertion an der oro-ventralen Kante der

Basalplatte des Stachels findet. Die nicht uninteressanten Verhältnisse der spinalen Innervation wurden nicht dargestellt.

Was das Skelet anbetrifft, so ist ausser den oben besprochenen Punkten zu erwähnen, dass mit dem vollkommenen Verschwinden der in Bündel gesonderten Anordnung der Muskulatur, die sich zu den Hornstrahlen begiebt, nun auch die letzten Anzeichen eines einstmaligen Bestehens von vielen Radien an Stelle der Platte, wofür wir bei Spinaciden noch Beweise hatten, fehlen. Diese Platte hat sich jedoch nicht in gleichem Maasse zurückgebildet, wie der von ihr zu den Hornstrahlen ziehende Muskel, da an ihr, wie erwähnt, der wichtige Musculus depressor spinae ansetzt.

Was die Knorpelmasse, auf welcher der Stachel gelenkt, anbetrifft, so war schon JOH. MÜLLER (vergl. p. 129 [461]) bekannt, dass er aus metameren Gebilden entstand. Es ist nun sehr auffällig, dass, während die Neuralbogen im Uebrigen sehr unbedeutend sind, sie hier so weit dorsalwärts reichen (Textfig. 9a). Immerhin ist das durch Anpassung an den Stachel begreiflich. Schwieriger erscheint es mir zu erklären, warum sich, ziemlich unabhängig von dem massigen Complex, der Fortsatz x erhielt. Sehen wir nun auf der Textfig. 9a zu, was für Skeletgebilde in der horizontalen Verlängerung dieses Knorpelfortsatzes liegen, so stossen wir auf die Knorpelpulpa des Flossenstachels, auf dessen Basalplatte, endlich auf die knorpeligen Flossenradien. Dieser Fortsatz nimmt also genau die gleiche Lage ein, wie alle anderen Radien der ehemals continuirlichen Flosse. Da ich oben besonders darlegte, dass vor einem Flossenstachel wohl immer noch Radien gelegen haben müssen, so muss die Möglichkeit, dass der Fortsatz x solchen oder einem solchen seine Entstehung verdanke, zugegeben werden. Auch die Verhältnisse der Textfigg. 24 und 25, wo ein Knorpelstab am hinteren Ende des Craniums sitzt und an einer kleinen Stelle continuirlich in dieses übergeht, wären hierfür nicht ungünstig. Sollte diese hier ohne Kenntniss der Ontogenese der Gebilde nur mit äusserster Vorsicht aufzunehmende Vermuthung, dass dieser Knorpelstab ein ehemaliger Flossenradius, nicht aber etwa eine secundäre Verknorpelung von straffem Bindegewebe sei, sich begründen lassen, so hätten wir direct einen Parallelfall zu *Pleuracanthus*, nur dass bei letzterem der Radius, der am Cranium sitzt, einen Stachel trägt.

VII. Die sogenannten Lippenknorpel der Dipnoer und die Lippenknorpel der Selachier.

a) Dipnoer.

Die Frage nach dem Vorhandensein und der Bedeutung der Lippenknorpel hat ebenso wie bei den Selachiern (vergl. K. FÜRBRINGER, 1903, p. 372—381) eine sehr verschiedene Beantwortung gefunden.

Bei *Lepidosiren* unterschied BISCHOFF (1840, Taf. IV, Fig. 5 und 7) ebenso wie HYRTL (1845, Taf. I, Fig. 1) einen oberen und unteren Lippenknorpel, PETERS (1845, Taf. II, Fig. 2) bei *Protopterus* 2 obere und 3 untere. GÜNTHER's Angabe von 2 oberen Lippenknorpeln und einem unteren (1871, p. 122) wurde schon von HUXLEY (1876, p. 32) zurückgewiesen, der Fig. 4 und 5 zwei andere obere Lippenknorpel abbildet, die auch von MIALL (1878, p. 18) in der gleichen Weise gedeutet werden. WIEDERSHEIM (1880, p. 164 und 165) weist für *Protopterus* nach, dass der hintere obere Lippenknorpel von PETERS (WIEDERSHEIM, Taf. VII, Fig. 3 *Af*) ein Theil des Craniums ist. Den vorderen erwähnt er nicht; vom unteren zeigt er, dass dieser einen Theil der Mandibula vorstelle. RÖSE (1893, p. 827—830) bezeichnet bei *Protopterus* und *Ceratodus* Theile der Nasenkapsel und der Mandibel als Lippenknorpel und homologisirt sie den Lippenknorpeln der Selachier.

POLLARD (1895, p. 396) hält es für möglich, dass der ganze durchbrochene Theil der Nasenkapsel einen nasalen Lippenknorpel vorstelle. Es braucht wohl kaum darauf hingewiesen zu werden, dass diese Ansicht jeder Begründung entbehrt. Ferner vergleicht er p. 407 den Processus antorbitalis, der den Dipneumones

ebenso wie den Selachiern zukommt, und den oberen hinteren Lippenknorpel des *Ceratodus* einem prepalatine piece der Siluroiden. Abgesehen davon, dass diese Homologisirung von Knorpeln der Dipnoer mit solchen von hochgradig differenzirten Teleostiern durch nichts begründet wird, werden diesen letzteren zwei unter den Dipnoern gar nicht gleichwerthige Skelettheile zur Vergleichung herangezogen.

Die gründlichsten Erörterungen über die „Lippenknorpel" der Dipnoer verdanken wir, neben WIEDERSHEIM, BRIDGE (1898, p. 341, 352—353, 358—359). Dieser Autor bestätigte für *Protopterus* und *Lepidosiren* die Angabe WIEDERSHEIM's, dass die oberen Lippenknorpel früherer Autoren Theile des Craniums, einen Antorbitalfortsatz vorstellten, und wies für *Lepidosiren* (Taf. XXVIII, Fig. 1), wie es schon PETERS, (1845, Taf. II, Fig. 2) für *Protopterus* gethan hatte und ich es für beide Dipneumones bestätigen kann, einen Knorpel vor diesem Antorbitalfortsatz nach, welchen er als einzigen wirklichen Lippenknorpel bezeichnet. Für den Unterkiefer beurtheilt er mit WIEDERSHEIM die unteren Lippenknorpel anderer Forscher (BRIDGE, Taf. XXVIII, Fig. 7) als Auswüchse des MECKEL'schen Knorpels. Betreffs *Ceratodus* hält BRIDGE von dem vorderen „Labialknorpel" HUXLEY's (vergl. meine Taf. XXXIX, Fig. 27) für möglich, dass er einen Subnasalknorpel [1]), der sich von der Nasenkapsel lateral getrennt habe, vorstelle, während er hinsichtlich des hinteren nicht zur Entscheidung kommt, ob er dem unteren von *Lepidosiren* (*u. l. c* seiner Taf. XXVIII, Fig. 2) oder dem Antorbitalfortsatz homolog ist. Ueber den lower labial GÜNTHER's giebt er p. 355 kein Urtheil ab.

Ich konnte den letzteren bei keinem der 3 von mir untersuchten Exemplare getrennt von dem MECKEL'schen Knorpel nachweisen, und auch bei den von mir untersuchten jungen Stadien ist von einer Discontinuität nichts zu sehen; eine geringe Einschnürung im vorderen Viertel des MECKEL'schen Knorpels dürfte, zumal ich sie blos auf der linken Seite constatirte, nur eine individuelle Variation vorstellen. Es muss damit die Lehre von dem Vorhandensein eines lower labial bei *Ceratodus* endgültig fallen. Was den vorderen oberen „Lippenknorpel" anbetrifft, so kann ich BRIDGE beistimmen, wenn er diesen als ein isolirtes Stück des ventralen Theiles der Nasenkapsel (Subnasalknorpel) ansieht [2]). Diese Anschauung wird dadurch unterstützt, dass ich an einem Exemplar in der Verlängerung des Fortsatzes, der vermuthlich den dorsalen Schenkel dieses Subnasalknorpels vorstellte, ein Knorpelrudiment fand (Taf. XXXIX, Fig. 27 π), welches beweist, dass dieser Knorpelfortsatz nicht etwa ein in der Entwickelung, vielmehr ein in der Rückbildung begriffener ist [3]). Die Verbindung der beiden oberen Knorpel lateral vom hinteren Nasenloch (Fig. 27) ist als eine secundäre Schutzvorrichtung anzusehen. Auf dieser Figur ist auch zu sehen, dass der hintere Knorpel nicht, wie HUXLEY p. 32 und 33 angiebt, mit dem Knorpelcranium verbunden ist; vielmehr kann man deutlich erkennen, dass er von diesem durch den absteigenden Fortsatz des Supraorbitale und den aufsteigenden des Pterygopalatinums getrennt ist. Man könnte daraufhin nun annehmen, dass auch der hintere „Labialknorpel" aus einem Subnasalknorpel hervorgegangen sei. Hierfür fehlt jedoch die Grundlage, da auch bei *Lepidosiren* und *Protopterus* der einzige von BRIDGE als Labialknorpel anerkannte Skelettheil, der dem von *Ceratodus* seiner ganzen Lage nach homolog [4]) ist, keine Verbindung mit der lateralen Wand der Nasenkapsel hat.

1) Wenn BRIDGE p. 357 WIEDERSHEIM den Vorwurf macht, er habe die subnasal cartilages übersehen, so muss ich bemerken, dass dieser sie 1880, Taf. VIII, Fig. 18 deutlich abgebildet hat. Dagegen kann ich weder am erwachsenen *Protopterus*, noch an dem jungen Thiere von 5,5 cm eine Abtrennung des vorderen Theiles der Nasenkapsel (WIEDERSHEIM, Taf. VII, Fig. 5 *Pk*) finden.

2) Auch SEWERTZOFF (1902, p. 602) äussert diese Vermuthung.

3) Es könnte ja nun angenommen werden, dass bei dem primitiveren *Ceratodus* auch hier im Bestehen eines isolirten Knorpels etwas Primitives bestände und demnach der Subnasalknorpel des *Protopterus* ein imitatorisches Homologon sei. Mir erscheint diese Annahme zu gekünstelt.

4) Diese Homologie gründe ich einmal auf die gleiche Lage, die der Knorpel an der hinteren Circumferenz des hinteren Nasenloches einnimmt, dann auf die Lage zum Pr. antorbitalis; sowohl bei *Protopterus* wie *Ceratodus* liegt der Knorpel oral und ventral von diesem Fortsatz. Bei ersterem in geringerem Maasse, denn hier hat sich wohl durch Fensterbildung der Pr. antorbitalis, der bei *Ceratodus* von der Nasenkapsel ausgeht, von dieser gelöst und ist in ein tieferes Niveau gerathen.

Hier giebt die Ontogenese Aufklärung; bei den mehrfach erwähnten jungen Stadien von *Ceratodus* konnte ich erkennen, dass der „hintere Labialknorpel" in continuirlichem Zusammenhang mit dem postnasalen Knorpelcranium steht. Er stellt somit, wie dies schon SEWERTZOFF (1902, p. 602) glaubte, keinen dem Lippenknorpel der Selachier vergleichbaren Skelettheil dar. Ich nenne ihn nach seiner Lage bei den Dipneumones Postnasalknorpel. Die Abtrennung geschieht durch die vorerwähnten perpendiculären Fortsätze des Supraorbitale und des Pterygopalatinum, die sich wohl namentlich als Stütze des mächtigen Zahnes ausbildeten. Bei dem *Protopterus* von 5,5 cm konnte ich eine Verbindung mit dem Knorpelcranium nicht mehr nachweisen. Ich zweifle sogar daran, ob das angesichts des hochgradig rudimentären Zustandes des Knorpelcraniums bei den Dipneumones an jüngeren Stadien gelingen wird. Da jedoch der homologe Knorpel bei *Ceratodus* die erwähnte Genese hat, darf auch für sie mit Sicherheit diese Entstehung angenommen werden. Ich kann daher, wie ich das schon 1903 p. 622 kurz erwähnte, in keinem der vielen als obere Labialknorpel gedeuteten Gebilde etwas denen der Selachier homologes erkennen. Die Annahme solcher an der Mandibel von *Ceratodus* wurde schon zurückgewiesen. Die von früheren Beobachtern bei den Dipneumones als untere Lippenknorpel gedeuteten wurden von WIEDERSHEIM 1880 und BRIDGE als Auswüchse des MECKEL-schen Knorpels aufgefasst und das isolirte Auftreten des einen derselben auf Reduction zurückgeführt.

Ich fand sowohl bei *Lepidosiren* wie bei *Protopterus* den vor dem hinteren isolirten Knorpel gelegenen Fortsatz von dem MECKEL'schen Knorpel getrennt, während die vorderen mit der anderen Seite an ihrer Basis verschmolzenen in den beiden untersuchten Exemplaren von *Protopterus* continuirlich mit dem MECKEL'schen Knorpel zusammenhängen. Ein Gleiches kann man auch bei PETERS (Taf. II, Fig. 2) sehen, während bei WIEDERSHEIM, der den isolirten Knorpel nicht abbildet, der mittlere ohne Grenze in den MECKEL'schen Knorpel übergeht (Taf. VII, Fig. 4.) Vergleichend-anatomisch könnte man nun annehmen, dass die vorderen Fortsätze in der Continuität etwas Primitives bewahrt hätten; am mittleren trat eine Abgliederung ein, und der hintere wurde in Folge seiner Isolation schon rudimentär. Diese Ansicht, der ich erst huldigte, wird durch die Ontogenie nicht unterstützt. Bei dem *Protopterus* von 5,5 cm konnte ich die beiden hinteren deutlich als getrennte Knorpeltheile nachweisen, während der vordere nur einen Theil des MECKEL'schen Knorpels ausmacht. Man könnte hier an eine Cänogenie denken, dass die abgegliederten Knorpel sich auch schon getrennt anlegten. Für den hinteren isolirten liesse sich das rechtfertigen, dagegen würde ich es nicht wagen, diese Erklärung für den mittleren, dessen Trennung vom MECKEL'schen Knorpel beim Erwachsenen oft sehr schwer nachweisbar ist, anzuwenden. Ich muss es daher beim jetzigen Stand unserer Kenntnisse für nicht ganz ausgeschlossen halten, dass mittlerer und hinterer Knorpel der Unterlippe der Dipneumones secundäre Verknorpelungen sui generis vorstellen, die auch bei *Ceratodus* keine Analoga hätten. Sollte die Untersuchung an jüngeren Stadien eine getrennte Entstehung, an der ich noch Zweifel hege, zeigen, so wäre dann ein besonderer Name, wie etwa Paramandibulare, zu empfehlen. Der vordere Complex (Taf. XXXIX, Fig. 28 π) dagegen stellt sich ontogenetisch als Teil des MECKEL'schen Knorpels dar und ist seiner ganzen Lage nach dem schaufelförmig ausgezogenen symphysalen Theile des MECKEL'schen Knorpels von *Ceratodus* homolog.

Es ergiebt sich aus diesen Erörterungen, dass am Cranium der Dipnoer kein einem der Selachier homologisirbarer Lippenknorpel existirt. Die als obere angesehenen stellen Abkömmlinge der Nasenkapsel oder des präorbitalen Theiles des Craniums dar. Am Unterkiefer allerdings scheinen bei den Dipneumones vielleicht (??) zwei gesonderte Anlagen zu bestehen. Ihre Lage aber und ihr Fehlen bei dem primitiven *Ceratodus* lässt sie als secundäre Erwerbungen der Dipneumones ansehen, womit ein Vergleich mit dem unteren Lippenknorpel der Selachier hinwegfällt. Im Gegensatz hierzu giebt WIEDERSHEIM (1902, p. 95) an, die oberen Knorpel entsprächen den Lippenknorpeln der Selachier.

Dass eine Beziehung auf einen präoralen Tentakelapparat, wie POLLARD ihn vermuthet, vollkommen ausgeschlossen ist, sei nur deshalb noch einmal hervorgehoben, weil GEGENBAUR (1898 p. 364), wohl unter Berücksichtigung von POLLARD's Arbeit bemerkt: „Wir haben also für die Gnathostomen noch die Ueberreste eines präoralen Apparates, der sein Skelet nur bei Elasmobranchiern und Dipnoern in einigem Umfange zeigt. . . . .“

b) Selachier.

Ueber die Lippenknorpel der Selachier sei noch eine kurze Bemerkung erlaubt. In einer ausführlichen Erörterung ihrer Lippenknorpelverhältnisse (1903 p. 362—381) konnten von mir p. 364 bei den primitiven Notidaniden nur recht kleine Lippenknorpel erwähnt werden. Es könnte nun im Hinblick auf diese behauptet werden, hier hätten wir den ersten Beginn einer Lippenknorpelbildung, und erst bei minder primitiven Formen erreichten sie secundär eine grössere Ausdehnung, die schliesslich einen Bogen vortäuschte. Diesem Einwand kann von vornherein durch folgende Beobachtung begegnet werden. Bei einem mir von Professor BRAUS zur Verfügung gestellten jungen Exemplar von *Hexanchus griseus* fand ich caudal von dem einen (verglichen mit dem des *Heptanchus* ansehnlichen) Lippenknorpel in einem Streifen straffen Bindegewebes, der zum Mundwinkel zog, zwei kleine Knorpelrudimente (siehe Textfig. 26). Diese wären als neu auftretende vollkommen functionslos und sind demnach als Zeugnisse der früheren weiteren Ausdehnung des oberen Labialknorpels zu deuten. Wie in dem 1903 p. 365 erwähnten Fall fand ich auch hier nur einen Lippenknorpel, der sowohl von dem damals beobachteten, wie von den beiden durch GEGENBAUR 1872 beschriebenen stark abweicht. Bei einem rudimentären Gebilde ist eine so bedeutende Variation sehr wohl verständlich.

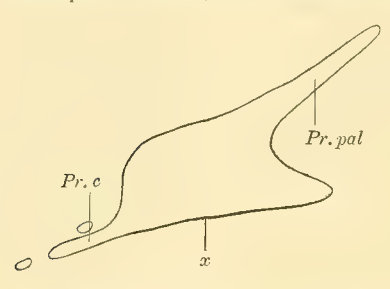


Fig. 26. *Hexanchus griseus*, etwas über $1^1/_2$ m Lippenknorpel. *Pr. pal* Theil, der sich an Palatinum anlegt, *Pr. c* caudalster Fortsatz. Die Linie *x* verläuft annähernd parallel dem Rand der Oberlippe. Vergr. ca. 1 : 1.

Auf Grund dieser und der 1903 gemachten Beobachtungen muss ich den von O. REIS (1897 p. 63—64) geäusserten Anschauungen über die Art der Degeneration der Lippenknorpel entgegentreten. Nach ihm sollen die Lippenknorpel bei rostrolateraler Kieferstellung mehr und mehr nach dem Quadratgelenk zu gedrängt werden, und in den Verhältnissen der Notidaniden und des *Chlamydoselachus* meint er hierfür die Belege zu finden. An diesen lässt sich jetzt eher das Umgekehrte demonstriren. Dass bei *Hexanchus* die caudalen, also dem Quadratgelenk benachbarten Theile degeneriren, wurde eben erwähnt; bei *Heptanchus* wies ich 1903, Taf. XVII, Fig. 17 ein sehr weit vom Gelenk entferntes Rudiment nach, und bei *Chlamydoselachus*, wo sie nach der Ansicht von O. REIS, ganz nach hinten verdrängt, verschwunden sein müssten, bildete ich sie (Taf. XVI, Fig. 1) in mächtiger Ausbildung ab. Auch seinen Ausführungen über die Lippenknorpel der Holocephalen kann ich nicht beistimmen. Die Rudimente der unteren Lippenknorpel von *Chimaera* homologisirt REIS mit Knorpelgebilden von *Scyllium* und *Pristiurus*, in denen GEGENBAUR Kiemenstrahlenrudimente der Mandibel sah. Diesem Vergleich von REIS vermag ich nicht zu folgen, denn diese von ihm submentale Knorpel genannten unteren Lippenknorpel liegen weit vom hinteren Rand der Symphyse ab in unmittelbarer Nähe der Zahnplatten. Die Unzulänglichkeit dieses Vergleichs erhellt auch aus den Verhältnissen des unteren Lippenknorpels von *Callorhynchus* (vergl. meine Taf. XVI, Fig. 4, 1903), und dieser sollte von Kiemenstrahlen abstammen? Wenn REIS angiebt, dass seine Deutung sich auch in BRONN's Klass. u. Ordn. d. Thierr. p. 56 finde, so ist er im Irrthum. Dort wurde angegeben, dass sich rudimentäre

Radien am Unterkiefer fänden; unter diesen können aber nicht die unteren Lippenknorpel, sondern nur die von HUBRECHT 1877, Taf. XVII, Fig. 2 *s* angegebenen Gebilde gemeint sein. Dass auch bei *Pristiurus* das Vorkommen von Kiemenstrahlenrudimenten an der Mandibel fraglich ist, darauf wies ich 1903, p. 393 und 394 hin. Wenn nun REIS p. 67 angiebt, dass die von JAEKEL als Hypophyalia gedeuteten Elemente mit Kiemenstrahlenrudimenten zu vergleichen sind, so würde ich dem angesichts der Vorkommnisse der 1903 bei *Scymnus, Odontaspis* und *Hexanchus* p. 394, 398—400 erwähnten Knorpel nicht von vornherein abweisend gegenüberstehen, wenn mir nicht die Besichtigung des Originals zur Fig. 1, Taf. XCVI von FRITSCH, auf die sich die Deutung von REIS stützt, das Bedenken wachgerufen hätte, dass das von FRITSCH als Zungenbein, von REIS als submentaler Knorpel gedeutete Gebilde nur einen hier zufällig abgequetschten Theil der Mandibula darstelle.

Auch den Ausführungen von REIS über die intermandibuläre Muskulatur (p. 64—67) kann ich in vielen Punkten nicht beistimmen (vergl. 1903, p. 370—372, 384—388). Die Wiederaufnahme der Ansicht DOHRN's von der Entstehung der Kieferbogen aus 2 Bogen bedarf wohl keiner Widerlegung.

VIII. Die Kiemenbogen und einige Bemerkungen über Branchialmuskeln und Nerven.

a) Zahl der Kiemenbogen der Dipnoer.

Man hat der Zahl der Kiemenbogen vielfach einen ganz besonderen Werth für die Beurtheilung des primitiven Verhaltens einer Form beigelegt, und es gründet sich die Annahme der tiefen Stellung der Notidaniden und des *Chlamydoselachus* mit Recht zum Theil auf die hohe Zahl ihrer Kiemenbogen. Auch bei den Pleuracanthiden hat man versucht, den primitiven Merkmalen ein neues, in dem Nachweis einer die Fünfzahl übersteigenden Kiemenbogenzahl hinzuzufügen. So glaubt FRITSCH hinter den 5 bekannten Kiemenbogen noch 2 weitere nachweisen zu können, JAEKEL dagegen einen vor dem 1. Kiemenbogen. Auf diese Versuche und andere ging ich schon 1903, p. 413—416 ein.

Die Differenz in den Anschauungen dieser Forscher erklärt sich zum Theil daraus, dass, wie ich mich am Original überzeugen konnte, FRITSCH, Taf. XCVI, Fig. 4 einen Theil des Hyoids als 1. Kiemenbogen auffasste.

Man glaubte nun auch bei den Dipnoern mehr als 5 Kiemenbogen gefunden zu haben. Und wie im Falle der Pleuracanthiden wurde dieser neue Kiemenbogen von den verschiedenen Forschern gerade an den beiden entgegengesetzten Enden des Kiemenskelets angenommen. HUXLEY (1876, p. 37 und p. 27, Fig. 2) nimmt hinter dem 5. Kiemenbogen noch einen 6. an. Für *Protopterus* giebt eine grosse Anzahl von Forschern ein Bestehen eines Kiemenbogens zwischen dem Hyoidbogen und dem ansehnlich ausgebildeten 1. Kiemenbogen an. Hierfür treten ein: OWEN; PETERS, 1845, p. 4; MC DONNEL, 1858—59; MIALL, 1878, p. 13; WIEDERSHEIM, 1880; PINKUS, 1894, p. 318 (mit Reserve); BRIDGE, 1898, p. 361 u. 362; JAQUET, 1898, p. 343. WIEDERSHEIM 1898 spricht im Text von nur 5 Kiemenbogen, seine Figur aber weist deren 6 auf. 1902, p. 95 giebt er in Anmerkung 2 an, dass dieser erste von 6 Kiemenbogen eventuell als Hyobranchiale (VAN WIJHE) zu deuten sei.

Gegen diese Anschauungen, dass *Protopterus* 6 Kiemenbogen zukämen, hat sich 1896 W. N. PARKER (p. 161) gewendet. Er sagt hier: „The . . . . hyoid is followed by five rudimentary branchial arches“ and WIEDERSHEIM's figure would be perfectly correct if the first arch were struck out, for that which he figures

as the second is, I believe, in reality the first, the hyobranchial cleft lying directly in front of it". Ich kann hierin PARKER keineswegs beistimmen, denn dass die von WIEDERSHEIM abgebildete Knorpelspange wirklich existirt, konnte ich an 2 Exemplaren feststellen. Schliesslich hat sich zu der Frage noch M. FÜRBRINGER, 1897, p. 479—480 geäussert. Er verwirft die Deutung als 1. Kiemenbogen, lässt jedoch die Frage nach der Genese offen. Dieser Umstand und die Thatsache, dass sich spätere Untersucher, wie JAQUET 1898 und namentlich BRIDGE 1898, wieder der von fast allen Forschern getheilten Ansicht, dass der Knorpel einen solchen Bogen vorstelle, anschlossen, bewog mich, diese Frage nochmals nachzuprüfen.

Der strittige Skelettheil *Rkn*, den ich Taf. XL u. XLI, Fig. 18, 40 von einem *Protopterus* abbilde, trägt nur eine Reihe Kiemenreusen. PINKUS (1894, p. 318) hatte hierin einen Unterschied von den anderen Kiemenbogen gesehen. Es ist dieser jedoch keineswegs vorhanden, denn auch der letzte Kiemenbogen, der nur oral an eine Kiemenspalte stösst, besitzt, ebenso wie der von *Lepidosiren*, nur eine Kiemenreusenreihe; ihre Ausbildung ist eben an das Bestehen von Kiemenspalten geknüpft[1]), nicht etwa an das Bestehen der Kiemen, denn auch am 1. und 2. (ich rechne den problematischen Skelettheil nicht mit) finden sie sich in doppelten Reihen, obwohl diesen die Kiemen nach PARKER, MIALL und DOLLO fehlen. Es gelang mir, an meinem Exemplar am 2. Kiemenbogen die Reste von 6 vorderen Filamenten nachzuweisen, am 1. das Rudiment eines Filamentes. Bei dem 5,5 cm langen *Protopterus* waren die Filamente auch an den genannten Bogen stärker entwickelt. Dass dieses Verschwinden der Kiemenreusen, wie selbstverständlich, mit dem Schluss der Kiemenspalten Hand in Hand geht, zeigt auch der Vergleich mit *Lepidosiren*. Hier ist die Spalte zwischen 1. Kiemenbogen und Hyoid obliterirt, und demgemäss trägt derselbe Bogen, welcher bei *Ceratodus* und *Protopterus* noch 2 Reusenreihen trägt, nur eine hintere.

In einer anderen Beziehung sind die Verhältnisse der Kiemenreusen von Bedeutung. Bei *Ceratodus* sind sie entsprechend der bedeutenden Weite der Kiemenspalten und der hohen Entwickelung der Kiemen stark ausgebildet und von einer Art Knorpelgewebe gestützt[2]), das freilich noch keinen rein hyalinen Knorpel wie die Pharynxradien der Selachier vorstellt. Diese Knorpeltheile bestehen gesondert, solange die Reusen dem Kiemenbogen anliegen, und sind nur durch einen Strang strafferen Bindegewebes mit einander verbunden. Sie kommen auch in grosser Zahl dem Hyoidbogen von *Ceratodus* zu. An einem Exemplar dieses Dipnoers nun (Taf. XXXVII u. XXXVIII Fig. 19) bemerkte ich an der Stelle, wo die Kiemenreusen des Hyoids von diesem abtreten, um, die hinter ihm liegende Spalte überbrückend, sich zu dem 1. Kiemenbogen zu begeben, eine Aenderung. An Stelle der gesonderten knorpeligen Massen jeder einzelnen Kiemenreuse waren hier grössere Stücke getreten. Das eine Knorpelstück *Rkn* entsprach 2 Kiemenreusen, das andere 5. Man muss wohl diese Knorpelmassen als durch Verschmelzung der Kiemenreusenknorpel resp. Verknorpelung des erwähnten Bindegewebsstreifs entstanden ansehen. Der Grund für dieses Ereigniss liegt auf der Hand: solange die Reusen auf dem Hyoidbogen lagen, wurden sie von diesem gestützt, mit dem Abtreten von diesem musste eine neue Stütze geschaffen werden. Denken wir uns diese Ablösung der Kiemenreusen vom Hyoidbogen fortgesetzt, so würden immer mehr isolirte Knorpeltheile mit einander verschmelzen und wir schliesslich einen langgestreckten, einen Kiemenbogen nachahmenden Knorpelstab erhalten, der mit zunehmender Grösse eine mehr hyaline Beschaffenheit annehmen konnte. Schon der 5 Kiemenreusen entsprechende Knorpel zeigt einen mehr hyalinen Charakter.

---

1) Wenn BOAS, 1879, p. 338 sagt: Am 4. Kiemenbogen von *Ceratodus* befände sich nur eine Reihe knorpelartiger Fortsätze, so ist das ganz offenbar ein Druckfehler und soll heissen: am 5., zumal er kurz vorher die Verhältnisse richtig schildert.

2) Vergleiche auch BOAS 1879.

Eine solche Ablösung trat indessen bei *Ceratodus* nicht in so hohem Grade ein, denn hier verläuft das Hyoid dem Kiemenbogen parallel (Schema Textfig. 27a). Anders ist diese bei *Protopterus*. Hier ist die Symphyse der Hyoide weit oralwärts verschoben, es tritt eine Discrepanz zwischen Hyoid und Kiemenbogen ein (Schema Textfig. 27b). Die Folge dieser Verschiebung musste sein, dass die am Hyoid gelegene Schleimhaut mit ihren Kiemenreusen, da sie durch ihre Verbindung mit der caudalen Schleimhaut fixirt war, sich vom Hyoid ablöste (Schema Textfig. 27c) und hiermit der bei *Ceratodus* in seinen Anfängen

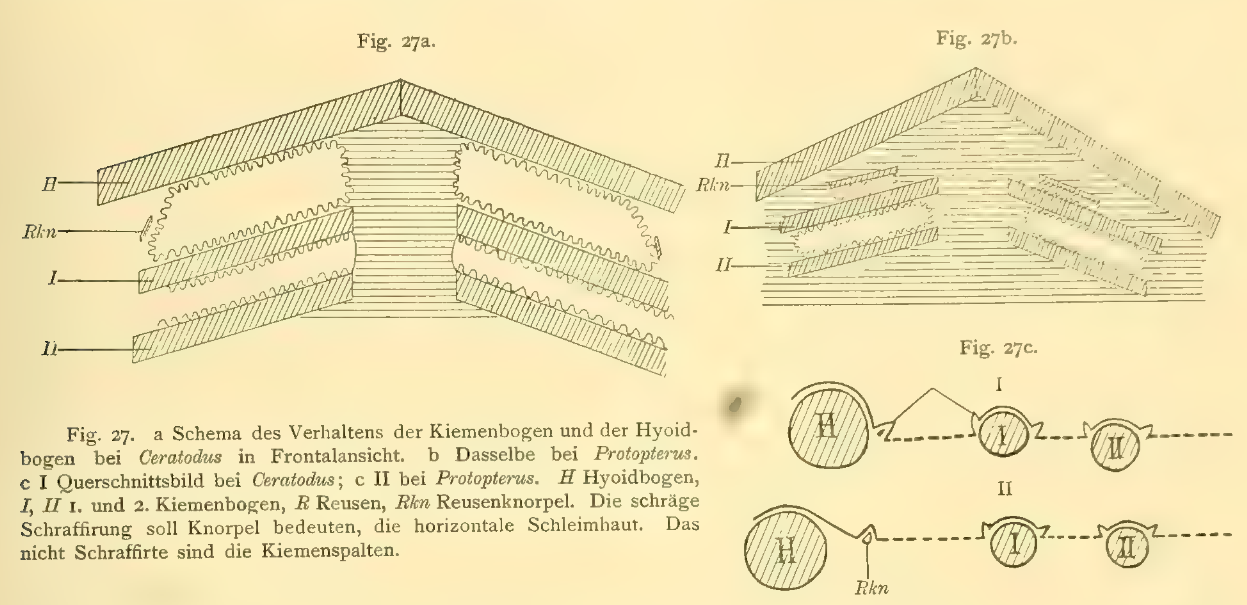


Fig. 27. a Schema des Verhaltens der Kiemenbogen und der Hyoidbogen bei *Ceratodus* in Frontalansicht. b Dasselbe bei *Protopterus*. c I Querschnittsbild bei *Ceratodus*; c II bei *Protopterus*. *H* Hyoidbogen, *I*, *II* 1. und 2. Kiemenbogen, *R* Reusen, *Rkn* Reusenknorpel. Die schräge Schraffirung soll Knorpel bedeuten, die horizontale Schleimhaut. Das nicht Schraffirte sind die Kiemenspalten.

beobachtete Bildungsprocess eines Knorpelstabes einsetzen konnte, dessen Resultat der als Kiemenbogen gedeutete Knorpel war. Eine solche Ablösung vom Hyoidbogen und Bildung eines Knorpels ist vielleicht, wenn wir nicht an der Genauigkeit der Untersuchungen zweifeln, gar nicht in allen Fällen eingetreten. So spricht Boas (1879, p. 344) von einer Reihe „gill-rakers", die am inneren Rande des Zungenbeinbogens sitzen. Hier waren natürlich die Bedingungen, welche meiner Ansicht nach die Bildung des Knorpelstabes veranlassten, nicht erfüllt; in der That berichtet Boas von nur 5 Kiemenbogen. Dem Ast a des Ramus posttrematicus von N. IX (Pinkus, 1894, p. 319) kann ich keine Bedeutung für die Entscheidung dieser Frage zugestehen, zumal er, wie Pinkus selber bemerkt, nicht einmal bis zu dem strittigen Knorpelstückchen reicht. Auch bei *Ceratodus* fand ich vom R. posttrematicus verschiedene Aestchen zur Schleimhaut und den Kiemenreusen abgehen.

Es braucht wohl kaum darauf hingewiesen zu werden, dass eine umgekehrte Ableitung der Kiemenreusen des *Ceratodus* von dem Knorpelstab des *Protopterus* ausgeschlossen ist. Dagegen könnte behauptet werden, dass dieser Knorpelstab gar nichts mit den Kiemenreusen zu thun habe, dass er vielmehr dem ersten Kiemenbogen von *Ceratodus* entspräche. Durch genaue Untersuchung der Nervenverhältnisse des Branchialapparates von *Ceratodus*, *Lepidosiren* und *Protopterus* (vergl. meine Taf. XL und XLI, Fig. 38 mit den Angaben von Pinkus 1894) konnte ich feststellen, dass der 1. Kiemenbogen (den strittigen Knorpel nicht mitgerechnet) bei allen 3 Formen homolog ist. Es könnte hiergegen eingewendet werden, dass nach Sewertzoff (1902, p. 608) die Rr. branchiales des Vagus zum 2.—5. Bogen verlaufen sollen, also nicht zum 1., wodurch dieser in eine Parallele mit dem Knorpel von *Protopterus* treten würde. Dem gegenüber muss ich bemerken, dass ich (Taf. XL und XLI, Fig. 38) einen Ramus praetrematicus des Vagus zum 1. Bogen

treten sah [1]). Eine weitere Parallele könnte man darin sehen, dass nach SEWERTZOFF's Fig. 1 A, p. 604 das Ceratobranchiale des 1. Kiemenbogens ganz rudimentär wäre. Beim Ausgewachsenen fand ich den 1. Bogen stets äusserst mächtig entwickelt, ebenso bei Larven des Stadiums $47^1/_2$ und 48. Ich kann daher den Befund SEWERTZOFF's (falls nicht überhaupt ein Irrthum in der Bezeichnung vorliegt) für keinen normalen halten. Es bleibt also, will man die Kiemenbogennatur dieses Knorpels aufrecht erhalten, nur noch die Annahme, es sei bei *Ceratodus* und *Lepidosiren* ein Kiemenbogen hinter dem Hyoid ausgefallen.

Wie aber hat man sich das Ausfallen eines Bogens aus der Reihe vorgestellt?

Man kann einmal annehmen, dass eine Kiemenspalte caudal von dem supponirten 1. Bogen obliterirt, man käme dann zu einer Rückbildungsreihe, wie sie im Schema Textfig. 28a oder in Textfig. 28b dargestellt wurde. Man kann nur sagen, dass beide Schemata höchst unnatürlich sind und durch Nerven und Gefässverlauf widerlegt werden. Auch der Knorpel wie die Kiemenreusen des 1. Kiemenbogens von *Ceratodus* verhalten sich in keiner Weise anders als die der folgenden Bogen.

Doch man könnte ja die Rückbildung der Kiemenspalte zwischen Hyoidbogen und dem angenommenen 1. Bogen annehmen (Schema Textfig. 28c). Der Beweis für diese Schematareihe ist ebenso wenig erbracht, wie für die anderen. Der nur noch auf einer Seite an eine Kiemenspalte grenzende Knorpel würde naturgemäss stark rudimentär werden, wie das von den letzten Kiemenbogen der Haie und Dipnoer zur Genüge bekannt ist. Auch der 1. Kiemenbogen von *Lepidosiren*, der keine Spalte vor sich hat, zeigt dies. Die Kiemenreusen des Hyoidbogens müssten natürlich bei der Obliteration der Spalte auch zu Grunde gegangen sein, und wären dann durch die Reusen des „ersten" rudimentären Kiemenbogens ersetzt worden. Dieses aber erscheint ausgeschlossen, wenn man den mächtigen Kiemenreusenapparat des Hyoids von *Ceratodus* bedenkt. Ich zählte an einem Exemplar 51 Reusen, die den 55 des 1. Kiemenbogens an Grösse überlegen waren. Und diese sollten von denen eines rudimentären Kiemenbogens abstammen? Auch Gefässe wie Nerven liefern einer solchen Annahme keinerlei Stütze [2]). Ueberdies würde das Verhältniss zwischen *Protopterus* und *Ceratodus* gerade umgekehrt. Dass *Ceratodus* in Bezug auf seine Kiemen viel tiefer steht, geht allein schon aus der Zahl der Kiemen hervor. *Ceratodus* hat bekanntlich 10 Halbkiemen, von denen 8 äusserst mächtig sind, *Protopterus* dagegen bloss 6, von welchen nur

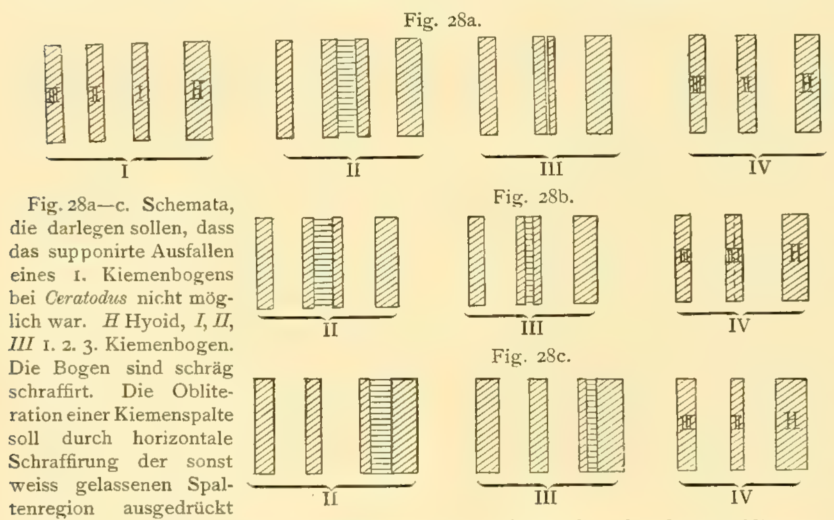


Fig. 28a—c. Schemata, die darlegen sollen, dass das supponirte Ausfallen eines 1. Kiemenbogens bei *Ceratodus* nicht möglich war. *H* Hyoid, *I*, *II*, *III* 1. 2. 3. Kiemenbogen. Die Bogen sind schräg schraffirt. Die Obliteration einer Kiemenspalte soll durch horizontale Schraffirung der sonst weiss gelassenen Spaltenregion ausgedrückt werden. In allen drei Figuren bedeutet das breitere Rechteck rechts den Hyoidbogen. Die römischen Zahlen unter den Klammern bezeichnen die aufeinanderfolgenden Stadien der Umbildung.

1) Ich möchte nicht unerwähnt lassen, dass ich an den Rr. posttrematici des Vagus nahe den ventralen Enden der Kiemenbogen, namentlich am 2. und 3., stark ausgebildete Ganglien fand. Ein gleiches besitzt auch der Glossopharyngeus (Taf. XXXVII und XXXVIII, Fig. 19), für den schon BEAUREGARD vermuthungsweise ein solches angab. Ausser diesen Ganglien finde ich noch im Verlaufe des R. posttrematicus (auf dem Ceratobranchiale) des Glossopharyngeus und des Vagus bei *Ceratodus* wie bei den Dipneumones sehr eigenartige Bildungen (Taf. XXXVII und XXXVIII, Fig. 19; Taf. XL und XLI, Fig. 44) eingeschaltet, die ich schon im Anatom. Anz., Bd. XXIV, p. 408 kurz beschrieb; auf ihre Wiedergabe bei stärkerer Vergrösserung und Deutung muss ich hier verzichten.

2) Es müsste nach einer solchen Annahme ja die jetzt am Operculum sitzende Kieme die des 1. verschwundenen Bogens, welche mit ihren Nerv- und Blutgefässen an den Hyoidbogen gewandert wäre, sein.

4 einigermaassen erhalten blieben; zu diesen 6 Halbkiemen treten dann nur noch die von mir am 1. und 2. Bogen beobachteten Filamentreste.

Es zeigt sich demnach, dass auf vergleichend-anatomischem Wege weder das Skelet noch das Gefäss- und Nervensystem einen Anhaltspunkt für das Bestehen eines Kiemenbogens vor dem ersten der Dipnoer giebt. Gegenüber WIEDERSHEIM 1902 muss darauf hingewiesen werden, dass der von VAN WIJHE postulirte Bogen vor dem Hyoidbogen liegen müsste, worauf schon PINKUS (1894, p. 318) hinwies.

Ich selber stellte keine ontogenetischen Untersuchungen an; nur sei bemerkt, dass bei dem jungen *Protopterus* von 5,5 cm Länge mit 5 schon wohlausgebildeten Kiemenbogen, sowohl der strittige Skelettheil wie die Kiemenreusen noch wenig mächtig waren, während andere rudimentäre Organe, wie ein am Hyoidbogen sitzender Kiemenstrahl (siehe unten p. 163 [495]), eine relativ höhere Entwickelung als beim ausgewachsenen zeigten. Immerhin messe ich diesem Befunde keine zu grosse Bedeutung für die Beurtheilung des strittigen Theiles bei; was kleiner war, konnte sich eventuell auch später anlegen. Jedenfalls aber erwächst aus der Ontogenie bisher der Deutung dieses Knorpels als Kiemenbogen keine Stütze. Auch nach SEMON's Normentafeln (1901, p. 21—25) liegt bei *Ceratodus* hinter der Hyoidhöhle die des 1. Kiemenbogens vom ausgewachsenen *Ceratodus*.

Auf diesen Punkt bin ich näher eingegangen, da es sich hier um die allgemeine Frage handelt, ob ein Ausfallen von Visceralbogen aus der Reihe, wie es GÖPPERT's und DRÜNER's[1]) Untersuchungen für Amphibien lehrten, bei Fischen nachweisbar ist. Dieses wurde bekanntlich von VAN WIJHE, DOHRN, BEARD, JAEKEL und den oben erwähnten Autoren, vielleicht auch von WHITE angenommen. Es musste für deren Anschauung eine starke Stütze abgeben, wenn bei den Dipnoern wirklich ein solches Ausfallen nachgewiesen wurde. Für die Dipnoer ist dieser Beweis als bisher nicht erbracht anzusehen[2]), denn ein solches Ausfallen ist nur möglich, wenn zwei Kiemenspalten obliteriren, demnach auch der 2. Kiemenbogen (den „ersten" supponirten mitgerechnet) nach dem Ausfall keine Spalte mehr zwischen sich und dem Hyoid hat. Dem widerspricht aber der thatsächliche Befund bei *Ceratodus*, und auf Grund desselben müssen wir auch die obliterirte Spalte bei *Lepidosiren* als die einzige zwischen dem Hyoid und dem jetzt noch vorhandenen 1. Kiemenbogen verschwundene ansehen; erst wenn auch die Spalte zwischen 1. und 2. Kiemenbogen obliterirt sein wird, kann der 1. Kiemenbogen von *Lepidosiren* verschwinden.

Ich bin weit davon entfernt, die von mir gegebene Erklärung als eine unbedingt gültige anzusehen, glaube jedoch, dass sie zum mindesten nicht unwahrscheinlicher ist als die andere Deutung dieses Knorpels.

Noch eine zweite Frage knüpft sich, worauf schon PINKUS (1894 p. 318) hinwies, an das „Bestehen eines Bogens". Hier könnte nämlich die Anschauung, dass vor dem Glossopharyngeus ein segmentaler Nerv ausgefallen sei, eine Stütze finden, die ihm bisher weder Ontogenie noch vergleichende Anatomie liefern. Der Vergleich mit *Ceratodus* (siehe auch die Verzweigung des Glossopharyngeus Taf. XL und XLI, Fig. 38) nimmt diese Stütze. Auch die Ausnahmestellung, welche *Protopterus* anderen Fischen gegenüber durch das Vorhandensein eines von PINKUS entdeckten, vor dem Opticus entspringenden Nerven einnahm, fällt *Ceratodus* gegenüber weg, denn auch bei ihm konnte ich einen Nerven, der trotz seiner abweichenden Ausbildung dem von PINKUS bei *Protopterus* entdeckten entspricht, nachweisen. Beim Embryo wurde dieser von SEWERTZOFF 1902 aufgefunden.

---

1) Auch hier handelt es sich nicht um ein Ausfallen eines Kiemenbogens aus einer Reihe gleich differenzirter, denn die Cartilago lateralis laryngis der Urodelen stellt einen äusserst rudimentären Bogen dar, der nur durch die Anpassung an eine neue Funktion erhalten blieb. Sollte es sich bestätigen, dass der Schultergürtel von einem Visceralbogen ableitbar ist, so wären bei den pentanchen Haien zum mindesten 2 Visceralbogen vor ihm ausgefallen.

2) Auch bei Selachiern wies ich (1903, p. 403) darauf hin, dass ein Ausfallen aus der Reihe bei diesen wenig wahrscheinlich und durch nichts gestützt ist.

Es erübrigt noch, auf den von HUXLEY als wahrscheinlichen 6. Kiemenbogen von *Ceratodus* gedeuteten Knorpel einzugehen. Bei keinem von 4 daraufhin untersuchten Exemplaren konnte ich einen solchen, dessen Vorhandensein ja nicht unwahrscheinlich war, nachweisen. Auch der von HUXLEY selber abgebildete Fall (1876 p. 27, Fig. 2) lässt es fast unmöglich scheinen, seine Deutung zu adoptiren, der Knorpel dürfte vielmehr einer der Copulae[1]), die, wie schon VAN WIJHE bemerkt, sehr variiren, zu vergleichen sein. Ueber die phylogenetische Bedeutung des Vorhandenseins von nur 5 Kiemenbogen bei den Dipnoern Ansichten zu äussern, verspare ich auf den Schlussabschnitt.

Der Bau der ziemlich stark rudimentären Kiemenbogen wurde von verschiedenen Autoren beschrieben. Ich habe nichts von Belang hinzuzufügen. VAN WIJHE (1882) fand an den 3 ersten Kiemenbogen Pharyngobranchialia, giebt aber keine Abbildungen. Ich vermisste diese als gesonderte Theile bei den von mir untersuchten Exemplaren. Nur bei einem (Taf. XXXIX, Fig. 29) fand ich am Hinterrande des Epibranchiale des 3. Kiemenbogens einen Knorpel, der seiner Gestalt nach ein Pharyngobranchiale vorstellen könnte, am 2. Bogen war an der gleichen Stelle das Epibranchiale stark caudalwärts ausgezogen. Da das „Pharyngobranchiale" am 3. Bogen nicht seine übliche Lage als Befestigungstheil des Kiemenbogens am Cranium wie bei den Selachiern bewahrt hat, sondern die Verbindung zwischen 3. und 4. Bogen vermittelt, könnte man darin auch einen erst ganz secundär abgegliederten Theil sehen. Für die obige Deutung könnte andererseits ins Feld geführt werden, dass auch bei den Haien oft das Pharyngobranchiale des 4. Bogens die Verbindung mit dem 5. Kiemenbogen vermittelt; dagegen spricht, dass ich bei Embryonen, die SEMON's Stadien 47 und 48 entsprachen, keine Pharyngobranchialia nachweisen konnte. Erwähnen möchte ich noch, dass der Ansatz der Kiemenbogen auf das Relief des Primordialcraniums einen nicht ganz unbedeutenden Einfluss ausübt. An der Ansatzstelle namentlich des 2. Bogens finden sich starke Prominenzen ausgebildet. Verknöcherungen, die am Hyoidbogen, namentlich der Dipneumones, ein recht hohes Maass erreichen, konnte ich an keinem Kiemenbogen nachweisen. Bei *Ctenodus obliquus* bildet FRITSCH (1888, Taf. LXXVIII. Fig. 3 und 4) zwei Knochen ab, die er p. 76 als Kiemenbogen (?) deutet. Es würde hiernach *Ctenodus* äusserst hoch differenzirt sein. Mir erscheint nach Besichtigung der Originale die Deutung dieser Stücke sehr wenig gesichert.

b) Muskulatur der Kiemenbogen des Ceratodus.

Kiemenstrahlen konnte ich ebensowenig wie frühere Forscher nachweisen; dass sie einst vorhanden waren, darf man aus dem Vorhandensein eines rudimentären Muskels bei *Ceratodus* (Taf. XL und XLI, Fig. 39) erschliessen, der dem M. interbranchialis der Selachier zu vergleichen ist und durch die starke Entfaltung der Opercularklappen seine Function einbüsste. Von diesem Muskel hatte JAQUET, dem seine Bedeutung und Genese fremd blieb, angegeben, dass er, ohne an einem Skelettheil Ansatz zu nehmen, frei im Kiemenseptum ende. Ich kann diese Angabe durchaus nicht bestätigen, finde vielmehr bei den 4 vorderen Kiemenbogen das dorsale Ende des Muskels am Cranium befestigt (siehe Taf. XL und XLI, Fig. 39). Das ventrale Ende verjüngt sich zu einer dünnen Sehne, die an einem Fortsatz des ventralen Theiles des nächstvorderen Ceratobranchiale inserirt, in manchen Fällen verstärkt durch Faserzüge des M. ceratobranchialis (Taf. XL und XLI, Fig. 39). Die Zacken des Coracobranchialis ziehen ventral über die Endsehne des Interbranchialis hinweg und inseriren in einer Muskelgrube.

Es ist dieser M. interbranchialis deshalb von Bedeutung, weil er den Beweis dafür liefert, dass wir die Kammkiemen der Dipnoer von den Septalkiemen, wie sie sich noch bei Selachiern

1) Diese Copulae wurden schon von HUXLEY 1876 entdeckt, nicht erst durch MENZBIER, wie SEWERTZOFF (1902, p. 604) angiebt.

finden, abzuleiten haben. Auch bei Ganoiden und Teleostiern wird dies nun hierdurch höchst wahrscheinlich; wenn bei den primitiven Dipnoern an den Kiemenbogen die primären Kiemenstrahlen schon vollkommen verschwanden und nur noch bei ihrem primitivsten Vertreter sich der M. interbranchialis erhielt, konnten bei den höher stehenden Ganoiden und Teleostiern mit ihrem mächtigen Opercularapparat diese septalen Gebilde ganz verloren gehen.

Ein zweiter Muskel, der *Ceratodus* wie den Selachiern zukommt, ist in dem M. levator arcuum branchialium gegeben (Taf. XL und XLI, Fig. 39). Ich finde ihn an den ersten 4 Bogen. Alle 4 nehmen ihren Ursprung am Cranium. Der des 1. Kiemenbogens inserirt am Ceratobranchiale, ganz wenige Bündel auch am Hinterende des Epibranchiale. Der 2. inserirt ungefähr zu gleichen Theilen am Ceratobranchiale und am Hinterrande des Epibranchiale des 2. Kiemenbogens. Am 3. und 4. Bogen sind die Ansätze am Ceratobranchiale auf ein Minimum reducirt, die Insertion findet fast ausschliesslich am Hinterrande des Epibranchiale statt. Bei den 3[1]) hinteren konnte ich eine Innervation durch dorsal verlaufende Zweige des Vagus nachweisen, die mit den Nervi branchiales gemeinsam austreten, oft aufs engste mit ihnen verbunden. Bei *Ceratodus* ist sehr schwer eine Trennung der Kiemenbogen in Epi- und Ceratobranchialia nachzuweisen, und bei den Dipneumones fehlt sie. Dass wir darin nicht, wie GEGENBAUR (1898, p. 43) meinte, ein ganz primitives Verhalten vor uns haben, wo eine Gliederung erst eingeleitet wird, lehren die Verhältnisse beim Embryo, wo ich Taf. XL und XLI, Fig. 43a unter spitzem Winkel auf einander treffende getrennte Skeletelemente antraf.

c) Bemerkungen über Kiemenbogen und Radien der Selachier und Pleuracanthiden.

Hinsichtlich der Zahl der Kiemenbogen bin ich der Ansicht, dass den Dipnoern ebenso wie den Selachiern ursprünglich eine die Fünfzahl übersteigende zukam. Die Annahme von REIS (1897, p. 88), dass die Sechs- und Siebenzahl der Kiemenbogen bei den Notidaniden und *Chlamydoselachus* als ein Atavismus zu beurtheilen sei, wodurch wir dann die geringere Anzahl bei den älteren Cestraciontiden und Hybodontiden besser verstehen könnten, steht in der Luft. Ueberhaupt stehe ich den Ausführungen von O. REIS über das Visceralskelet in sehr vielen Punkten skeptisch gegenüber.

Wie später zu zeigen sein wird, bestehen mancherlei Aehnlichkeiten zwischen Dipnoern und Pleuracanthiden; ein solcher Vergleichspunkt, der gegenüber den Selachiern s. str. mit den Pleuracanthiden gegeben scheint, ist die schon starke Ausbildung von deren Hyoidseptum (KOKEN, JAEKEL), verglichen mit dem der Kiemenbogen. Es ist sehr zu bedauern, dass wir über die näheren Verhältnisse der Hyoid- und Kiemenradien bei den Pleuracanthiden nicht genauer unterrichtet sind. REIS giebt an, dass JAEKEL die Vorherrschaft des Hyoidseptums über die der Kiemenbogen übertrieben darstelle. Aus seinen näheren Ausführungen kann ich mir aber kein klares Bild machen. P. 81 bemerkt er, sie hätten nur eine sehr geringe Zahl von Kiemenradien, etwa ebenso viele wie *Scymnus* (dem nach GEGENBAUR 3—5 zukommen), kurz darauf giebt er an, sonst seien stets bedeutend mehr Kiemenradien vorhanden als bei *Chlamydoselachus*. Dieser Satz ist mir unverständlich, denn gerade *Chlamydoselachus* (vergl. K. FÜRBRINGER, 1903, p. 418) übertrifft alle anderen Haie durch die Zahl seiner Kiemenradien. Nur in der Radienzahl der Hyoidbogen wird *Chlamydoselachus* von verschiedenen Selachiern überholt. GEGENBAUR hatte bekanntlich angenommen, dass die kamm- und baumartigen Radienplatten des Hyoidbogens durch Sprossung entständen. Dem gegenüber wies ich (1903, p. 419—425) bei Selachiern und Holocephalen auf dem Wege der Vergleichung ihre

1) Auch der levator arcuum des 2. Bogens dürfte durch einen Vagusast innervirt werden, leider versäumte ich das festzustellen.

Entstehung durch Concrescenz nach. Bei den Holocephalen kam SCHAUINSLAND 1903 durch die Ontogenese zur gleichen Anschauung, und die eingehenden ontogenetischen Untersuchungen von H. BRAUS (1904, p. 418—426) ergaben eine Bestätigung für beide Ordnungen. Es lässt sich sonach bei Berücksichtigung dieser Concrescenz aus den von GEGENBAUR für die Notidaniden gegebenen Abbildungen (1872, Taf. XV, Fig. 1 u. 2) für beide eine Zahl von 40—50 Radien herauslesen. Nach meinen Untersuchungen (1903, Taf. XVIII, Fig. 27, 34, 35) sind bei *Cestracion* noch über 40, bei *Odontaspis* sogar noch über 50 Radien nachweisbar, bei *Spinax* sitzen allein am Hyomandibulare 13. Die Zahl bei *Odontaspis*, bisher die höchste, wird noch übertroffen durch die beim Embryo von *Heptanchus*; bei ihm wies 1904, p. 419 BRAUS 56 Radien nach. Es sind diese hohen Radienzahlen deshalb interessant, weil man gegenüber GEGENBAUR's Extremitätenhypothese erklärte, nie kämen einem Kiemenbogen so viele Radien zu, als sich in der freien Flosse befänden. Nun, das Maximum der Radien, das RABL in den Flossen der Haie und Holocephalen nachwies, beträgt bei *Heptanchus* 27, bei *Chimaera* 28.

IX. Der Opercularapparat und der Hyoidbogen.

a) Die Opercularia.

Die im vorigen Abschnitt aufgestellte Behauptung, dass einst den Kiemenbogen der Dipnoer Kiemenstrahlen zukamen, wird unterstützt durch die Thatsache, dass am Hyoidbogen wirklich noch solche vorkommen.

Zuerst wurden diese Knorpel von HUXLEY (1876, p. 36) bei *Ceratodus* aufgefunden, abgebildet und als Kiemenstrahlenrudimente beschrieben. Für *Lepidosiren* kann ich ihr Vorkommen, das bisher nur von BRIDGE erwähnt wird, bestätigen. Bei *Protopterus* schienen diese Knorpel zu fehlen; selbst WIEDERSHEIM bildet keine ab und erwähnt sie nicht. Dieses vermeintliche Fehlen veranlasste RUGE 1897 in seiner Arbeit über den Facialis der Wirbelthiere (p. 275—277) zu einer Revision der bisherigen Homologisirung der opercularen Skelettheile. Bisher war eine solche Homologisirung ohne Berücksichtigung der Muskulatur vorgenommen worden. RUGE wies nun darauf hin, dass bei *Ceratodus* die Opercularia auf dem Musculus constrictor dorsalis 2 liegen, dagegen bei *Protopterus* unter diesen nur noch mit einem Längskamm an die Oberfläche tretend. Ein ganz ähnliches Verhalten finde ich bei *Lepidosiren*, wo auch die Opercularia zum grössten Theil unter dem Constrictor liegen. RUGE sieht nun in der verschiedenen Lage der Knochentheile des *Ceratodus* einen schweren Einwand, sie mit denen des *Protopterus* zu vergleichen, und findet in dem Umstand, dass die Knorpelradien des ersteren eine gleiche Lage wie die Knochen von *Protopterus* einnehmen und sich an beiderlei Elemente caudal eine Sehnenplatte anschliesst, einen Grund für die folgende Homologisirung (p. 276): „Diese Uebereinstimmung dürfte wohl eine Stütze für die Ansicht abgeben, im Suboperculum von *Protopterus* den verknöcherten Radiencomplex von *Ceratodus* anzunehmen. Dann müsste aber das knöcherne Suboperculum von *Ceratodus* als neu hinzugekommener Deckknochen betrachtet werden, welcher den Muskel zur localen Reduction veranlasste, indem er ihm neue Anheftungspunkte gewährte." Diese Auffassung musste als eine mögliche erscheinen, solange noch keine Knorpel unter den Opercularia des *Protopterus* gefunden waren, und es war sehr begreiflich, wenn RUGE (p. 276) zu dem Schlusse kam: „Es bleibt, wie mir scheint, gerechtfertigt, die strenge gegenseitige Homologie der gleich benannten Opercularstücke bei den Dipnoern anzuzweifeln."

Diese Anschauungen RUGE's müssen jedoch durch den Nachweis von Knorpeln unter den Opercularknochen von *Protopterus* eine Aenderung erfahren. RUGE giebt in einem Citat aus VAN WIJHE (1882, p. 105)

an, dass bei *Protopterus* in der Gelenkpfanne des Operculum ein Knorpel vorkomme Es liegt jedoch hier eine Verwechslung vor, denn VAN WIJHE beobachtete einen solchen Knorpel bei *Polypterus*. Ich fand nun bei *Protopterus* Knorpel nicht etwa wie bei *Polypterus* im Operculum, sondern genau wie bei *Ceratodus* unter diesem Knochen. Ich bildete sie Taf. XL und XLI, Fig. 40 ab. Schon BRIDGE [1]) (1898, p. 360) hat auf das Bestehen solcher Knorpel hingewiesen, jedoch keine Abbildung gegeben und unter dem „Interopercular" nur eine einzige Knorpelplatte angegeben, während ich bei 3 untersuchten Exemplaren dort mehrere Knorpelstücke fand (siehe Taf. XL und XLI, Fig. 40). Diese kleineren Knorpelstücke liegen in der erwähnten Sehnenplatte eingebettet, die wohl zum Theil als Zeugniss einer ehemaligen grösseren Ausdehnung der Radien gilt. Durch diesen Befund wird die verfochtene Homologisirung der Knorpeltheile des *Ceratodus* mit den Knochen des *Protopterus* unmöglich. Vielmehr muss hier Knochen den Knochen, Knorpel den Knorpeln entsprechen.

Was aber haben wir für die primitive Lage der Knochen anzusehen: die oberflächliche bei *Ceratodus* oder die tiefe der Dipneumones? RUGE hat sich für letztere Alternative entschieden (p. 275): „Die submusculäre Lage des knöchernen Skelettheiles bei *Protopterus*, sowie diejenige der knorpeligen Radienplatten bei *Ceratodus* fallen mit einem primitiven Verhalten fraglos zusammen." Nachdem aber die Homologie der Knochen bei allen Dipnoern gesichert ist, wird man nicht umhin können, die tiefen Knochen der Dipneumones von einem wie bei *Ceratodus* oberflächlich gelegenen Deckknochen abzuleiten. Es findet sich demnach bei *Ceratodus* nicht etwa eine Neotenie, sondern wirklich primitive Zustände sind hier vorhanden. Das Versinken des Knochens unter den ursprünglich continuirlichen Muskel erklärt sich aber auf eine einfache Weise. Der zuerst als Deckknochen auftretende Opercularknochen von *Ceratodus* brachte, wie das schon RUGE (s. oben) anführt, den Muskel zur localen Reduction, womit Hand in Hand ein Ueberwandern auf den Knochen geht. Ich fand bei *Ceratodus* in der That, dass einige Fasern des M. craniooperculariis sich am knöchernen Operculum (in dessen caudalstem Theil) selbst befestigen. Das Gleiche fand schon RUGE für den M. interopercularis. Nachdem einmal die Insertion am Knochen gewonnen war, mussten die am Knorpel ansetzenden Bündel, welche in ihrer Functionirung den anderen unterlegen waren, auf Kosten der anderen abnehmen. Und zwar konnten die Muskelbündel, wie das physiologisch leicht verständlich ist, einen viel präciseren Schluss der Opercularplatte ausführen, wenn sie den Knochen überlagerten, wie sie anfangs den Knorpel überdeckten. Es mussten die Muskelbündel auf der Oberfläche des Knochens ansetzen; so wurde der Zustand bei den Dipneumones erreicht. Ob in der phylogenetischen Entwickelung der Dipneumones noch ein Stadium folgen würde, wo der Muskel nun wieder ganz ununterbrochen über die Knochen wegzöge, wie er anfangs wohl über die Knorpel zog [2]), ist mir fraglich. Es zeigt die Ausbildung eines Kammes auf der Knochenplatte (Taf. XL und XLI, Fig. 40), deren Entstehung man wohl aus ähnlichen Bedingungen wie die Carina des Vogel- und Chiropterensternums zu erklären hat [3]) [die superficiellen Opercularknochen von *Ceratodus* zeigen ja noch keine], wie wichtig [4]) dieser Ansatz am Knochen ist [5]).

---

1) MIALL (Pl. I A, Fig. 1) giebt unter dem Operculum keinen Knorpel an, unter dem „Interopercular" nur eine einheitliche Platte.

2) Bei den Selachiern wenigstens liegen allgemein im Kiemendiaphragma die Kiemenstrahlen caudal, und der Constrictor zieht oral über sie hinweg.

3) Nicht ganz auszuschliessen wäre die Bildung dieser Crista auf eine Weise, wie sie auf p. 101 [433] als für die des Frontoparietale mögliche angegeben wurde. Hier wie dort würde dadurch im Prinzip nichts geändert.

4) Auf die nähere physiologische Bedeutung dieser Einschaltung von Skelettheilen in den Muskelverlauf einzugehen, dürfte zu weit führen. Während vorher wohl nur eine allgemeine Konstriktion möglich war, konnten nun die durch Skelettheile getrennten Muskeln gesondert wirken. Nicht ungünstig ist dieser Annahme, dass ich bei *Ceratodus* getrennte Fascialisäste zu diesen Muskeln beobachtete (Taf. XL und XLI, Fig 42).

5) Das Schicksal der Opercularia der Dipneumones könnte eventuell auch in einer sehr starken Degeneration derselben bestehen. Wenn man die Weite der Opercularspalte des *Ceratodus* mit der des *Lepidosiren* vergleicht, so sieht man, eine wie starke Rückbildung die des letzteren erfahren hat; sie ist nicht weit vom vollständigen Schluss entfernt. Bei *Protopterus* ist die Verengerung nicht ganz so weit vorgeschritten.

Nachdem jetzt, wie mir scheint, über die Homologie der Opercularknochen innerhalb der Dipnoer kein Zweifel besteht, gilt es, sie mit denen anderer Fischklassen zu vergleichen. Verschiedene Homologisirungen wurden versucht. Da jedoch die Deutungen als Symplecticum und Praeoperculum jeglicher Begründung entbehren, ergiebt sich in der Deutung des oberen Knochens als Operculum eine grosse Uebereinstimmung. Nur GEGENBAUR (1898 p. 361) hat sich gegen diese Benennung gewendet, hervorgehoben, dass wir nirgends ein Operculum am Quadratum ansetzend finden, und die Möglichkeit der Entwickelung dieses Knochens bei den Dipnoern auf einem rudimentären Spritzlochradius betont.

Es handelt sich bei dieser Frage darum: wie definirt man Operculum und Interoperculum? Nach den Arbeiten HUXLEY's, VAN WIJHE's, RUGE's, GEGENBAUR's u. A. kommt man zu folgender Definition: Operculum und Interoperculum sind auf Knorpelradien des Hyoidbogens sich auflegende Belegknochen.

Mit dieser Definition aber stimmen die Verhältnisse bei den Dipnoern durchaus überein. In allen Fällen beobachtete ich, dass die den Opercularia unterliegenden Knorpel oralwärts nur bis zum Hinterrand des Hyoids sich erstreckten, dessen Curvatur sie sich mit ihrer meist angeschwollenen Basis vollkommen anschlossen (Taf. XL und XLI, Fig. 40—42). Dieses Verhalten findet sich sowohl beim dorsalen wie beim ventralen Knorpelcomplex; nur ist der dorsale bei den Dipneumones stark rudimentär und erreicht nicht mehr mit seinem oralen Rande das Hyoid. Bei *Ceratodus* aber ist das der Fall. Hier konnte ich an einem Exemplar auch eine Verwachsung mit dem ventralen Knorpel feststellen. Aus allen diesen Thatsachen ergiebt sich kein der Deutung des oberen Knorpels als Spritzlochstrahlrudiment günstiges Moment.

Ich möchte hier gleich bemerken, dass der von HUXLEY bei *Ceratodus* als Hyomandibulare gedeutete Knorpel genau in der gleichen Weise vom oberen Knochen bedeckt wird (vergl. Taf. XL und XLI, Fig. 41) wie die anderen Strahlenrudimente, denen er sich aufs engste anschliesst. Der einzige Unterschied von diesen wäre darin zu sehen, dass er in den meisten Fällen am Cranium selbst ansitzt[1]). Ich werde weiter unten noch des Näheren auf ihn eingehen. Es handelt sich jetzt darum, ob dem von den Opercularien anderer Fische abweichenden Ansatz des oberen Knochens am Quadratum wirklich eine fundamentale Bedeutung zukommt. GEGENBAUR gründet die von ihm angedeutete Möglichkeit einer Homologisirung des unteren opercularen Knochens mit dem Operculum anderer Fische auf den Ansatz am Hyoid. Nun lässt sich aber zeigen, dass dieser Ansatz keineswegs der ausschliessliche ist. Schon HUXLEY 1876, dessen Angaben ich vollkommen bestätigen kann, wies darauf hin, dass das Interoperculum namentlich am Kieferbogen seinen Ansatz nehme. Ebenso finde ich bei *Protopterus* eine starke Sehne eine Verbindung mit dem Articulare herstellen. Auch bei *Lepidosiren* ist der Ansatz am Hyoid durchaus nicht der dominirende. Vielmehr kommen hier noch starke Ligamente zum „Quadratum“ und Unterkiefer in Betracht, auf die auch von BRIDGE schon hingewiesen wurde. Wenn wir demnach diesen von GEGENBAUR als Operculum angesehenen Knochen in so wechselvollen Beziehungen zu anderen Skelettheilen finden — bei *Ceratodus* (Taf. XL und XLI, Fig. 42) tritt er in allen Fällen oral über das Hyoid hinaus —, so wird man auch bei dem oberen im Ansatz am Quadratum kein Hinderniss gegen eine Vergleichung mit einem opercularen Skelettheil sehen dürfen. Ich möchte jedoch ausdrücklich bemerken, dass ich hiermit nicht etwa eine Vergleichung mit den einzelnen Opercularstücken der Ganoiden oder Teleostier befürworten will. Eine directe Vergleichung mit deren Operculum und Suboperculum resp. Interoperculum halte ich nicht für zulässig. Ein Fall bei *Ceratodus* (Taf. XXXVII und XXXVIII, Fig. 12), wo ich oberen und unteren Knochen durch einen einzigen ersetzt fand, mahnt zur

1) Die Möglichkeit, dass dieser Knorpel des Ausgewachsenen etwa wie die Knorpel *Crx* und *x* von RUGE (1897, Fig. 18) abgesprengte Theile des Craniums vorstellten, ist nicht ganz auszuschliessen; doch macht ein Blick auf meine Taf. XL und XLI, Fig. 41 es wenig wahrscheinlich.

Vorsicht. Die Opercularia der Dipnoer dürften unabhängig von anderen Fischklassen erworben sein. Ich möchte daher den von Bischoff zuerst angewendeten allgemeinen Namen, der von Hyrtl, Peters und Wiedersheim angenommen wurde, den specielleren Homologisirungen späterer Forscher vorziehen. In Operculum superius und inferius würde man zwei nichts präjudicirende Namen haben. Auch *Ctenodus obliquus* kam mindestens ein wohlausgebildeter Opercularknochen zu. Im Anschluss an den Opercularapparat der Dipnoer untersuchte ich den der Ganoiden und Crossopterygier auf unterliegende Knorpel hin. Bei den Knorpelganoiden *Acipenser* und *Spatularia* konnte ich nur das Fehlen constatiren. Desgleichen bei *Amia*, von der überdies Allis (1897, p. 659) angiebt, dass er nicht einmal bei den jüngsten Stadien Knorpel in der Gelenkfacette nachweisen konnte. Anders steht es bei *Lepidosteus* und *Polypterus*. Bei letzterem haben, seitdem van Wijhe 1882 das Vorhandensein von Knorpel angab, aber nicht abbildete, die späteren Untersucher meines Wissens diesen nicht wieder nachweisen können. Ich fand ihn bei 4 untersuchten Exemplaren (Taf. XXXVII u. XXXVIII, Fig. 20), wie man sieht, nur in der Gelenkfacette. Es erscheint gewagt, diesen kleinen Knorpelrest für das Rudiment der Hyoidradien anzusehen. Eine Stütze dafür könnte man darin finden, dass ich bei *Lepidosteus* in der Gelenkfacette einen sehr dünnen Knorpelüberzug nachwies (Taf. XXXVII u. XXXVIII, Fig. 21). Ein anderer Befund bei diesem Ganoiden aber lässt auch eine andere Entstehung dieses Knorpels als möglich erscheinen. Ich finde nämlich, dass ventral von der Gelenkstelle des Operculum das Hyomandibulare einen Knorpelfortsatz unter das Suboperculum sendet, der eng mit diesem verbunden ist. Dieser scheint bei dem Exemplar van Wijhe's (1882, p. 65) selbständig zu sein. Da bei so beweglichen Gebilden wie denen des Kiemendeckels eine Concrescenz wenig wahrscheinlich ist, dürfte man in der Trennung etwas Secundäres sehen; dann wäre es aber nicht unmöglich, dass analog auch der Knorpel der Gelenkfacette des Operculum von *Lepidosteus* und *Polypterus* secundär vom Hyomandibulare herstammt, somit die einst gewiss vorhandenen Kiemenstrahlen auch hier nicht mehr nachweisbar wären.

b) Das Hyomandibulare.

Bekanntlich hat Huxley 1876 drei Arten der Aufhängung des Kieferbogens unterschieden, die Autostylie, eine Fixirung des Bogens nur durch das Palatoquadratum selbst, die Amphistylie, bei der sich der Hyoidbogen in geringem Maasse, und die Hyostylie, wo er sich in hohem Grade bis ausschließlich an der Aufhängung betheiligt.

Unter den Fischen findet sich eine reine Autostylie nur bei den Chimäriden, fernerhin bei den Dipnoern. Ob auf die bei den Cyclostomen bestehenden Verhältnisse dieser Name anwendbar ist, erscheint zweifelhaft.

Die Autostylie der Chimäriden wird jetzt wohl von Niemand mehr bestritten, anders steht es mit der der Dipnoer. Als schlagendsten Beweis, dass in den Quadratknorpel kein Hyomandibulare einbezogen sei, führte Huxley 1876 das Bestehen eines gesonderten Hyomandibulare bei *Ceratodus* an; die Deutung des Knorpelstückes *Hm* seiner Fig. 6 als Hyomandibulare wurde in der Folge viel umstritten.

Der Ansatz des Operculum superius am Quadratum könnte den Gedanken nahe legen, dass in diesem Quadratknorpel der Dipnoer auch ein Hyomandibulare enthalten sei. Ich glaube, dass einer solchen Annahme nach dem oben Gesagten der Boden fehlt. Die Deutung des Knorpels *Hm* Huxley's als Hyomandibulare hält Brühl (1880, Taf. p. LXI) für unmotivirt und schlägt den Namen Stylohyale vor, wofür er freilich keine Begründung giebt. van Wijhe (1882, p. 91) sagt in einer Anmerkung zu einer Stelle, wo er Huxley's Deutung recapitulirt, es scheine nicht unmöglich, dass dieser Knorpel ein Interhyale repräsentire. Ich kann dieser sehr vorsichtig geäusserten Ansicht van Wijhe's nicht beistimmen. Von einem Interhyale

müsste man eine orale, zum mindesten oro-dorsale Lage zum Hyoid erwarten. Ganz das Gegentheil ist der Fall. In den von mir untersuchten Fällen[1]) liegt der fragliche Knorpel niemals oral (vergl. Taf. XL u. XLI, Fig. 41, 42).

Ein anderer Angriff auf HUXLEY's Deutung wurde durch POLLARD (1895, p. 21) gemacht. Wenn ich auch im Allgemeinen den Anschauungen, die POLLARD in diesem Aufsatz „The suspension of the jaws in Fish" ausspricht, keineswegs beistimmen kann, so muss ich doch die Deutung des Hyomandibulare HUXLEY's als Kiemenstrahlenrudimente, die sich auch mir sofort bei der Untersuchung dieser Verhältnisse aufgedrängt hatte, als eine mögliche anerkennen. Freilich ist die aus HUXLEY genommene Fig. 4, an deren Genauigkeit ich zweifle, keineswegs geeignet, eine Stütze für die Anschauungen POLLARD's zu liefern, da hier der fragliche Knorpel unter dem von POLLARD als Hyomandibulare bezeichneten Knorpel liegt, während doch die anderen Kiemenstrahlenrudimente nur unter dem Knochen selbst liegen. Meine Taf. XL u. XLI, Fig. 42 zeigt den Knorpel genau in dem gleichen Verhalten, wie die Kiemenstrahlen. Ich fand bei 3 untersuchten Exemplaren übereinstimmend eine solche Lagerung. Einen besseren Beweis für die Kiemenstrahlennatur dieses „Hyomandibulare" könnte man noch darin sehen, dass ich an der Stelle, wo dieser sonst einheitliche Knorpel liegt, in zwei Fällen 2 Knorpel antraf, die sich (Taf. XL u. XLI, Fig. 42) wie Kiemenstrahlenrudimente verhalten. Eine Gliederung des Hyomandibulare würde meines Wissens einen Ausnahmefall vorstellen.

Auch in unseren Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie, in denen GEGENBAUR's und WIEDERSHEIM's, scheint die Deutung HUXLEY's nicht angenommen zu sein; wenigstens wird nichts von einem Hyomandibulare erwähnt.

COPE (1884, p. 579) benutzt das angebliche Fehlen des Hyomandibulare bei den Dipnoern in weitgehendem Maasse zu seiner Systematik der Fische.

Wenn auch ich die Deutung HUXLEY's nicht ohne weiteres adoptiren kann, so möchte ich doch bemerken, dass ich hiermit die Autostylie des Kieferapparates der Dipnoer keineswegs verwerfe. Ich halte HUXLEY's Deutung für sehr wohl möglich, vermisse nur eine genügende Begründung.

Gerade ein Befund, bei einem jungen *Ceratodus*, der ungefähr SEMON's Stadium 48 (18 mm) entspricht, scheint mir diese Autostylie, deren Annahme bei den Dipnoern lange nicht so gut fundirt wie die des Holocephalenschädels war, zur Gewissheit zu erheben. Auf Taf. XL u. XLI, Fig. 43a finde ich oberhalb und oral vom Kiemenskelet einen isolirten Knorpel (*Hm*). Verfolgt man diesen durch eine Reihe von Schnitten, so kommt man schliesslich zu einem Punkte, wo dieser Knorpel sich am Cranium ansetzt, und zwar am vorderen Theile der Gehörkapsel (Taf. XL u. XLI, Fig. 43b). In diesem Knorpel kann ich, seiner Lage nach, nur ein Rudiment eines Hyomandibulare sehen; da jedoch die Verbindung mit dem Cranium schon hier eine sehr enge ist und auch die Lage nicht genau mit der des von HUXLEY als Hyomandibulare gedeuteten übereinstimmt, bin ich nicht sicher, ob die Knorpelanlage dem Knorpel HUXLEY's homolog ist, und möchte ich es für möglich halten, dass der Knorpel der Larve, den ich bei einem noch jüngeren Stadium noch vollkommen getrennt vom Cranium fand, mit dem Cranium verschmilzt. Es würde dadurch freilich dem Quadratum kein Knorpel zugeführt, vielmehr analog den Amphibien einem caudaleren Theil, dem der Gehörregion, so dass es keineswegs gerechtfertigt ist, wie POLLARD (p. 21, Fig. 4) diesen ganzen Knorpelcomplex der Quadratregion als Hyomandibulare zu bezeichnen.

Wie ich nach Abschluss meiner Untersuchung fand, hat SEWERTZOFF (1902, p. 603 und Textfig. II B) auf einen Knorpel hingewiesen, von dem er sagt, dass er sehr wahrscheinlich ein rudimentäres Hyomandi-

---

1) In einem Falle beobachtete ich in dem Ligament, dass der Hyoid- und Quadrattheil des Schädels einen Knorpelkern verbindet, den man, wenn ihm nicht eine höhere Dignität zukommt, als ein Analogon eines Interhyale deuten könnte. Caudal an diesen schliesst sich erst das „Interhyale" VAN WIJHE's (vergl. auch RIDEWOOD).

bulare vorstelle. Ich bin überzeugt, dass dieser Knorpel dem von mir abgebildeten entspricht, obwohl der meinige nicht, wie SEWERTZOFF es angiebt, das Hyoid mit der Ohrkapsel verbindet, vielmehr ziemlich weit vom Hyoid getrennt ist, welches sich an dem schon von SEWERTZOFF beschriebenen Fortsatz Fig. II B x befestigt. Von einer directen Homologisirung dieses Hyomandibulare mit dem HUXLEY's, wie sie SEWERTZOFF ausführt, muss ich fürs erste aus den oben erwähnten Gründen absehen.

Wenn ich somit die Deutung HUXLEY's beanstandete, so möchte ich damit keineswegs behauptet haben, dass sie unrichtig sei; es kam mir nur darauf an, hinzuweisen, auf wie ungenügenden Argumenten bisher die Behauptungen der Autostylie des Dipnoerschädels beruhte. Ob der von SEWERTZOFF und mir beim jungen *Ceratodus* aufgefundene Knorpel etwa doch mit dem „Hyomandibulare" HUXLEY's in Beziehung zu bringen ist, an dem HUXLEY p. 34 sogar ein Symplecticum zu unterscheiden glaubte, darüber können erst ältere Stadien als (48) die Entscheidung fällen. Und man wird erst aus der Homologisirung des HUXLEY-schen Knorpels, der von einem Kiemenstrahl nicht zu unterscheiden ist, mit dem Knorpel am Embryo, bei welchem eine solche Täuschung ausgeschlossen ist, die Deutung des ersteren als Hyomandibulare begründen dürfen. Vorerst ist POLLARD's Einwand betreffend HUXLEY's Knorpel nicht völlig zurückweisbar.

Aus dem Verlauf des Nervus facialis ist weder für, wie HUXLEY p. 35 glaubte, noch wider die Deutung dieses Skelettheiles als Hyomandibulare eine Stütze zu nehmen. Der Nerv kann sowohl vor einem Kiemenstrahl, wie vor einem rudimentären Hyomandibulare selber verlaufen (Taf. XL u. XLI, Fig. 42, 43a).

Ausser den erwähnten Kiemenstrahlenrudimenten am oberen Theil des Hyoids fand ich bei allen von mir untersuchten Exemplaren auch in der Mitte der Länge dieses Knochens einen rudimentären Kiemenstrahl, der vom Knorpel durch die Knochenscheide ausgeschlossen ist (Taf. XXXVII u. XXXVIII, Fig. 19, XL u. XLI, 41). Dieser Befund sei deshalb erwähnt, weil dadurch die Deutung von Knorpeln, die, wie ich BRIDGE's Angabe bestätigen kann, am Vorderende des Hyoids von *Lepidosiren* (vergl. BRIDGE, Taf. XXVIII, Fig. 1) und *Protopterus* vorkommen, gesichert wird. BRIDGE 1898 konnte von diesem „curious patch of cartilage" bei den Dipneumones (p. 343) nur sagen: „as to the significance of this cartilage I can express no opinion beyond suggesting the possibility that it may be the remnant of a cartilaginous hyoidean ray". Die Schwierigkeit, die der Deutung in der äusserst oralen Lage begegnete, wird dadurch gehoben, dass nun auf halber Strecke auch ein Strahlenrudiment bei *Ceratodus*, das den bisherigen Forschern und sogar RIDEWOOD in seiner genauen Beschreibung des Hyoidbogens entging, nachgewiesen wurde. Die rudimentäre Natur dieses Knorpelgebildes der Dipnoer erhellt auch daraus, dass ich es bei dem jungen *Protopterus* [1]) von 5,5 cm relativ grösser als beim Erwachsenen fand. Im Uebrigen habe ich der Beschreibung des Hyoidbogens nichts von Belang hinzuzufügen; bei dem Stadium 48 (18 mm) finde ich schon die Gliederung, wie beim Erwachsenen, in Ceratohyale, Copulare und Copula. Auf SEWERTZOFF's Fig. 2 A, p. 597, die das wiedergeben soll, müssen wohl die Bezeichnungen *BsH* und *HpH* vertauscht werden. Ueber die Ausbildung des Ceratohyale geben FRITSCH's Taf. LXXI, Fig. 5, und Taf. LXXVII, Fig. 9 bei fossilen Formen Auskunft. Der Knochen Fig. 9, der nur mit einem ? als proximales Ende eines Ceratohyale gedeutet wurde, entspricht diesem in der That einigermaassen; im Einklang mit der übrigen Ausbildung des *Ctenodus*, wäre dann auch hier die Verknöcherung schon weiter vorgeschritten als bei *Ceratodus*, denn bei letzterem (Taf. XXXVII u. XXXVIII, Fig. 19, XL u. XLI 41, 42) tritt der Knorpel noch auf einer bedeutenden Strecke zu Tage. Nicht verschweigen darf ich allerdings, dass es mir schwer fällt, in FRITSCH's Fig. 9, Taf. LXXVIII, ein Zungenbein zu sehen.

---

1) Wenn BRIDGE (p. 360) angiebt, PETERS 1845 habe Taf. II, Fig. 2 diesen Knorpel abgebildet, so scheint dies auf einem Irrthum beruhen.

X. Phylogenetische Erörterungen.

Die Frage der Ascendenz und Descendenz der Dipnoer ist von einer grossen Anzahl Forscher erörtert worden; ich nenne hier nur GÜNTHER, HUXLEY, HAECKEL, DOLLO, BRIDGE und SEMON. Nur von wenigen wurde jedoch auf die Stellung der Dipneumones zu *Ceratodus* näher eingegangen. Dieser Frage werde ich mich zunächst zuwenden. Dann werde ich die Beziehungen der recenten zu den fossilen Dipnoern behandeln und schliesslich noch ganz kurz die Stellung zu Pleuracanthiden, Plagiostomen, Holocephalen, Crossopterygiern und Amphibien, soweit das Kopfskelet in Betracht kommt, erörtern.

a) Verhältniss von Ceratodus zu den Dipneumones.

Die Lehre, dass das Cranium des *Ceratodus* ein primitiveres als das der Dipneumones sei, gründete sich bisher namentlich darauf, dass bei ihm das Knorpelcranium in viel höherem Maasse erhalten bleibt, als bei den letzteren.

Im umgekehrten Sinne jedoch schien die Anwesenheit von 6 Kiemenbogen bei *Protopterus*, nach RUGE das Verhalten des Opercularskelets, das Vorkommen einer „endochondralen Ossification" (Occipitale laterale) bei *Ceratodus*, eine weitgehendere Verknöcherung der Fascie des dorsalen Rumpfmuskels bei *Ceratodus* („Scleroparietale"), das Fehlen eines Kiemenstrahlenrudiments am oralen Theil des Hyoids, das Vorkommen eines „Dentary" (Submandibulare) bei *Ceratodus*, ebenso wie das Vorhandensein eines Postorbital- und mehrerer Suborbitalknochen und anderes mehr zu sprechen.

Diese Punkte, ebenso wie der Umstand, dass ein so mächtiger Knochen, wie das Frontoparietale, *Ceratodus* ganz fehlen sollte, mussten auch auf die Schätzung der Nähe der Verwandtschaft von *Ceratodus* und den Dipneumones einen nicht unwesentlichen Einfluss üben.

Ich suchte nun in dem Verlauf dieser Abhandlung den Beweis zu erbringen, dass die eben aufgezählten Einwände gegen eine nahe Verwandtschaft der Dipneumones und des *Ceratodus* nicht bestehen. Die Lehre von dem Vorhandensein von 6 Kiemenbogen bei *Protopterus* wurde p. 151—155 [483—487] zurückgewiesen und der sog. 1. Kiemenbogen bei *Protopterus* als secundäre Bildung erklärt. Die einzelnen Bogen des *Ceratodus* ergeben sich in ihrer den Dipneumones fehlenden Gliederung und dem reichen Kiemenbesatz sofort als das primitivere. Auf die Homologie des Opercularskelets wurde p. 158—161 [490—493] hingewiesen und das des *Ceratodus* für primitiver befunden, die Annahme der endochondralen Verknöcherung des Occipitale laterale bei *Ceratodus* p. 114—115 [446—447] widerlegt und eine Ableitung der gleichen Knochen der Dipneumones von ihm gegeben. P. 97—101 [429—433] wurde das „Scleroparietale" des *Ceratodus* mit dem Frontoparietale homologisirt und in der Lage desselben bei *Ceratodus* noch etwas Ursprüngliches erkannt. Ein Kiemenstrahlrudiment wies ich p. 163 [495] nach. Das Vorkommen der den Dipneumones fehlenden Post- und Suborbitalknochen und des Submandibulare wurde durch die tiefe Lagerung des Sinneskanals erklärt.

Es fallen somit alle diese Bedenken gegen die Annahme einer engen Verwandtschaft[1]) hinweg, und die primitivere Verhalten von *Ceratodus* erhält auch in den Verhältnissen der Knochen eine Stütze. Hier sei nur noch an das Vorkommen eines Hyomandibulare bei *Ceratodus* erinnert und erwähnt, dass sich auch in der Lage der Kopfrippe (vergl. p. 123 [455]) bei *Ceratodus* Ursprüngliches erhalten hat. Auch in den Beziehungen der Nerven giebt sich die enge Verwandtschaft auf das klarste zu erkennen, und auch hier sind in Einzelheiten bei *Ceratodus* ursprünglichere Verhältnisse bewahrt. Die Branchialnerven sind besser

---

1) Der Nachweis dieser engen Uebereinstimmung des Skelet- und Nervensystems des Kopfes zeigt, dass es nicht ganz unberechtigt ist, wenn man die Ausbildung der Lungen bei den beiden Familien der Dipnoer als Unterscheidungsmerkmal genommen hat, wie es der Name Dipneumones ausdrückt.

ausgebildet, ebenso die Augennerven mit ihren Muskeln [1]), der Nervus praeopticus hat ein Ganglion etc. Es ist nicht überflüssig, Argumente für die tiefere Stellung des *Ceratodus* beizubringen, denn es wurde von verschiedenen Autoren noch in jüngster Zeit, z. B. von RABL 1901, für andere Organe, die paarigen Flossen, das Umgekehrte angegeben.

Es ist jedoch nicht ausser Acht zu lassen, dass auch bei *Ceratodus* manche Einrichtungen bestehen, die einen einseitigen Fortschritt gewisser Theile gegenüber den Dipneumones bedeuten. So zeigen die Schuppen eine höhere Differenzirung, vielleicht gerade deshalb, weil das Knochenskelet noch so schwach entwickelt ist. Dann ist als secundär das Tieferwandern der Sinneskanäle mit seinen Folgeerscheinungen zu beurtheilen. Ferner die Abgliederung des Subnasalknorpels von der seitlichen Nasenwand und deren Rudimentärwerden. Auch die enge Vereinigung des Nasale mit dem Frontoparietale ist gegenüber der loseren Verbindung bei den Dipneumones als secundär zu betrachten (vergl. p. 99 [431]); sie war aber eine nöthige Folge des Verharrens des Frontoparietale in seiner primitiven Lage. Wir haben hier ein schlagendes Beispiel dafür, dass das Verbleiben eines Organes im ursprünglichen Zustande in der einen Beziehung eine höhere Ausbildung in der anderen nicht nur nicht hindert, sondern geradezu bedingt. In diesem Falle unterliegt es wohl keinerlei Zweifel, dass hier der ursprünglichen Lage des Knochens eine höhere Dignität für die Beurtheilung der Primitivität der Stellung beider Thiere zukommt, als der mehr oder weniger innigen Verbindung mit einem anderen Knochen.

Alle diese Punkte können demnach an unserer Auffassung der höheren Stellung der Dipneumones gegenüber *Ceratodus* nichts ändern [2]). Feststehen dürfte, dass der gemeinschaftliche Vorfahr von *Ceratodus* und den Dipneumones ein noch oberflächlich in der Haut liegendes Sinneskanalsystem hatte; die Differenzirung ging von diesem aus in zwei verschiedenen Richtungen.

Aus den Verhältnissen der Occipitalregion lässt sich übrigens der Zeitpunkt der Trennung der Dipneumones und des *Ceratodus* bestimmen. Beide erwarben noch gemeinsam ihr Knochenskelet, beide gliederten noch einen verknöcherten Neuralbogen an, bei beiden begann eine Rückbildung des 2. Neuralbogens [3]). Dann aber trennten sich die Wege: bei den Dipneumones wurde die Rückbildung complet (vergl. p. 116 [448]), bei *Ceratodus* nicht. Ich kann nach alledem auch der von GÜNTHER (p. 552) geäusserten Anschauung, dass *Lepidosiren* sich den Amphibien mehr nähere als *Ceratodus*, auf Grund des Verhaltens des Kopfskelets keineswegs beistimmen.

Es kann bei der engen Uebereinstimmung des Skelet-, Muskel- und Nervensystems der Dipneumones nicht zweifelhaft sein, dass dieselben unter einander nahe verwandt sind, und man wird unter Berücksichtigung dieser drei Systeme für einen gemeinsamen Ursprung von einem in manchem *Ceratodus* ähnlichen Vorfahren eintreten. Man darf daher wohl annehmen, dass DOLLO's Ausspruch (1895, p. 122) „... car il est peu probable qu'il y ait une connexion génétique directe entre *Protopterus* et *Lepidosiren*" sich nicht gegen einen gemeinsamen Ursprung wendet. Der eine seiner Gründe, das Vorkommen von äusseren Kiemen bei *Protopterus*, kommt durch die Auffindung solcher bei *Lepidosiren* in Wegfall; die Villositäten der ventralen Flossen sind für die Beurtheilung der Verwandtschaft von untergeordneter Bedeutung. Sein drittes Argument des entfernten Vorkommens endlich erledigt sich damit, das die Abstammung der Dipneumones von einem *Ceratodus* ähnlichen Vorfahren in eine frühe Zeit fallen kann. Im unteren Keuper bei *C. sturii* finden wir

1) Am Beispiel der Linse kann man die Degeneration der Augen der Dipneumones zahlenmässig belegen. Bei einem *Ceratodus* von 11 cm Kopflänge hatte sie einen Durchmesser von 4,5 mm, bei *Protopterus*, Kopflänge 8 cm, einen Durchmesser von 2 mm und bei *Lepidosiren*, Kopflänge 8 cm, einen Durchmesser von 1 mm. Alle 3 Fische waren in Alkohol conservirt.

2) In der Rückbildung des Knorpelcraniums bei *Protopterus* bestehen bei den verschiedenen Individuen bedeutende Differenzen. So ist Knorpelfortsatz *Es* (WIEDERSHEIM, Taf. VII, Fig. 5) vom Supraoccipitalknorpel weit entfernt, während bei einem meiner Exemplare nur 1 mm Zwischenraum bestand.

3) Es ist nicht ganz unmöglich, dass diese Vorgänge nur ein Ausdruck paralleler Züchtung sind; jedoch halte ich die im Text vertretene Anschauung für weitaus wahrscheinlicher.

schon das Submandibulare (vergl. p. 111 [443]), das von den Dipneumones nicht erworben wurde, ausgebildet, und bei ihm sind die Sinneskanäle in die Knochen des Schädeldaches eingebettet, so dass allein dadurch schon eine Ableitung der Dipneumones von ihm nicht möglich ist. Dass eine solche von dem recenten *Ceratodus* nicht angeht, wurde schon p. 165 [497] erörtert. Es muss daher angenommen werden, dass die Dipneumones von einer primitiveren Form, als es *C. sturii* und *forsteri* sind, abstammen. Wenn es nun auch sehr wohl möglich ist, dass primitivere Formen als *Ceratodus* noch in relativ jungen Formationen lebten, so ist eine Abstammung der Dipneumones gerade von diesen doch keineswegs nothwendig.

b) Verhältniss der recenten Dipnoer zu den fossilen.

Durch die Arbeit TRAQUAIR's 1878 sind so viele Vergleichspunkte zwischen Ctenodipterinen und den recenten Dipnoern nachgewiesen worden, dass die Möglichkeit einer Verwandtschaft der beiden Gruppen nicht leicht von der Hand zu weisen ist. ZITTEL (1887—1890) hat dem auch Rechnung getragen, indem er (p. 122—133) die Ctenodipterinen und recenten Dipnoer (Sirenoidea) in der Unterklasse der Dipnoi zusammenfasste, wobei er jedoch p. 124 bemerkt: „Immerhin stehen die Ctenodipterinen nach ihrer ganzen Körperform, nach der Structur ihrer Schuppen und Kopfknochen, nach der Ausbildung der heterocerken Schwanz-, der doppelten Rücken- und der quastenartigen Brust- und Bauchflossen, und durch den Besitz von Jugularplatten den Crossopterygiern mindestens ebenso nahe, als den Dipnoern."

Betreffs der Stellung der recenten Dipnoer zu den fossilen sind es dann namentlich WOODWARD (1891, p. XX—XXI) und BRIDGE 1898, auf dessen Ausführungen p. 366—372 hier besonders hingewiesen sei, die in *Ceratodus* den primitivsten Vertreter der Dipnoer sehen. Ganz anders DOLLO 1895. Dieser findet in *Dipterus* den primitivsten aller Dipnoer (vergl. namentlich seinen Stammbaum p. 89 und die Erörterungen p. 86—87, 100). Ich kann dieser Ansicht gegenüber, die sich namentlich auf die zeitliche Verbreitung der Dipnoer stützt, nur betonen, dass am Schädel der recenten Dipnoer kein Anhalt dafür besteht, dass hier Knochen verloren gegangen seien. Wir sehen im Gegentheil solche in Bildung und im Wachsen begriffen (p. 109 [441]). Der stark betonten Werthschätzung der chronologischen Verbreitung, die so weit geht, dass DOLLO angiebt, er sehe von einer Ableitung des *Lepidosiren* von *Protopterus* (die ich auch verwerfe) ab, da es Zeitgenossen seien (p. 88), möchte ich die folgenden Betrachtungen gegenüberstellen, die sich auf den lebenden *Ceratodus forsteri* und auf die zwei relativ bestbekannten fossilen Dipnoer, *Ceratodus sturii* aus dem unteren Keuper und *Ctenodus obliquus* und *tardus* aus dem Perm, beziehen.

	Ceratodus forsteri	*Ceratodus sturii*	*Ctenodus obliquus*
1) Rippen	dünne Knochenscheide	dicke Knochenscheide (TELLER, 1891, Taf. IV, Fig. 3)	sehr dicke Knochenscheide (HANCOCK u. ATTHEY, 1871, p. 194, *Ctenodus* sp.? FRITSCH, 1888, Taf. LXXIX)
2) Kopfrippe	dicker als andere Rippen	viel dicker (TELLER, 1891, Taf. IV, Fig. 1)	sehr viel dicker (FRITSCH, 1888, Taf. LXXVII)
3) Basalknorpel der Rippen	rein knorpelig	nichts bekannt	knöchern (FRITSCH, Taf. LXXXb)
4) Processus spinosi etc.	dünne Knochenscheide	unbekannt	dicke Scheide (FRITSCH, Taf. LXXVI)
5) Ceratohyale	schwach verknöchert	unbekannt	stark verknöchert (FRITSCH, Taf. LXXI, Fig. 5; Taf. LXXVII, Fig 9?)
6) Cartilago humeri	knorpelig	Knochenbelag	?
7) Deckknochen des Schädeldaches	äusserst dünn	ziemlich dick	sehr mächtig
8) Parasphenoid	mässig dick	sehr mächtig	sehr mächtig
9) Sinneskanäle	fast ganz frei liegend	in seichten Rinnen der Schädelknochen	theilweise tief in Knochen eingesenkt

Nach FRITSCH sollen bei *Ctenodus* auch Kiemenbogen und Theile der freien Extremität, welche bei *Ceratodus* rein knorpelig sind, verknöchert sein. Mir erscheint nach Besichtigung der Originale diese Deutung, die FRITSCH auch nur mit ? giebt, sehr fraglich.

Aus dieser Zusammenstellung ergiebt sich, dass hier der recente Vertreter der primitivste, der triassische minder primitiv und der perm-carbonische am höchsten differenzirt ist, denn es ist nach meinem Dafürhalten (vergl. dagegen DOLLO, meine p. 169 [501]) ausgeschlossen, dass in diesen Fällen secundär der Knorpel den Knochen verdrängt habe. Man ersieht daraus, dass der Werth von Ableitungen, die sich nur auf die zeitliche Verbreitung gründen, ein sehr bedingter ist.

Ich habe in der Zusammenstellung No. 1—6 diejenigen Verknöcherungen berücksichtigt, die, im engsten Anschluss an das Knorpelskelet entstanden, auf dessen Form schliessen lassen und somit einigermaassen den Mangel, der in der Nichterhaltung desselben liegt, ersetzen. Hierin kommt den aufgeführten Skeletelementen darum ein viel höherer Werth zu, als den Knochen des Schädeldaches, weil sicher nur das Knorpelskelet von allen Dipnoern s. lat. gemeinsam erworben ist. Die Knochen des Schädeldaches wurden in ihrer Anordnung und Gestalt, aber nicht durch das Chondrocranium beeinflusst, da sie sich zum grossen Theil über dem M. adductor bildeten. Daher kommt es, dass hier das getrennt Erworbene sich in der verschiedensten Weise ausbildete. Deshalb sind zwar Verschiedenheiten der Knochen des Schädeldaches für die Differentialdiagnose zweier nahe verwandter Formen, wie z. B. *C. sturii* und *forsteri*, von hoher Bedeutung, dagegen darf in solchen Verschiedenheiten kein Hinderniss für die Annahme von Verwandtschaften gesehen, noch weniger aber etwa in der höheren Anzahl der Schädeldachknochen bei einigen Formen etwas Primitives gefunden werden.

Dabei kommt es auf das Alter der Knochen gar nicht an. Phylogenetisch ältere Gebilde, wie es wahrscheinlich die Knochen des Schädeldaches sind (vergl. p. 126 [458]), werden hier unwichtiger für die Beurtheilung der weiteren Verwandtschaften als die jüngeren Knochen der Wirbelsäule sein. Die Form eines Knochens ist eben nicht bestimmt durch eine gerade Fläche, wie Schädeldach, Kiemenseptum etc.; beeinflusst wird die ganze Gestalt durch krumme Flächen, die meist eine cylindrische und kegelförmige Erscheinungsform zeigen. In welcher Weise das Sinneskanalsystem die Anlage von Knochen beeinflusst, wurde p. 109—113 [441—445] besprochen.

Aus den eben erörterten Gründen sind die Opercularknochen für den Vergleich von geringer Bedeutung. Bei ihnen besteht zwar eine Beziehung zum Primordialskelet (vergl. p. 159—160 [491—492]), aber Grösse und Gestalt wird durch diese nicht vorgeschrieben [1]).

Kommt es freilich darauf an, ganz enge Verwandtschaften zu constatiren, dann treten die Knochen des Schädeldaches in ihr Recht. Wenn nämlich auf einem sehr wenig gegliederten Knorpeldach oder über Muskelmassen sich ganz gleich angeordnete Knochen finden, dann müssen wir für diese eine gemeinsame Abkunft annehmen, denn die Wahrscheinlichkeit, dass auf einer nicht beeinflussenden Unterlage sich zweimal unabhängig dieselbe Vergesellschaftung einer Anzahl von Knochen besonders ausgebildet habe, ist gering.

Darum namentlich halte ich *Ctenodus obliquus* und *Ceratodus* für sehr nahe Verwandte.

Diese nahe Verwandtschaft kommt auch in der Zusammenstellung auf p. 166 [498] zum Ausdruck. Ausser den dort angeführten Uebereinstimmungen muss namentlich die grosse Aehnlichkeit des Squamosum hervorgehoben werden (vergl. FRITSCH, 1888, p. 75), ferner die des Occipitale laterale (siehe p. 119 [451]) und die der Schuppen. Die verschiedene Ausbildung der Zähne kommt nur als Differentialmerkmal für engere

1) Auf die Dentition gehe ich hier nicht ein, weil ihre Bedeutung für die Phylogenie sehr verschieden beurtheilt wird.

Gruppen in Betracht. Von allen hinreichend bekannten fossilen Dipnoern steht *Ctenodus obliquus Ceratodus* am nächsten. Aehnliche Anschauungen vertritt auch FRITSCH (1888, p. 1)[1]).

Auf die Vergleichung mit anderen fossilen Formen gehe ich nicht näher ein, weil diese zu unvollkommen bekannt sind; meist sind gerade nur die Zähne und Knochen des Schädeldaches erhalten. Auf eines muss ich jedoch hinweisen, da es im Zusammenhang mit der von mir angenommenen Verwandtschaft von *Ceratodus* mit *Ctenodus obliquus* steht. Ist eine solche nahe Verwandtschaft auch mit *Ctenodus tuberculatus* und *cristatus* aus dem Carbon vorhanden? Oder anders gesagt, ist das Genus *Ctenodus* ein einheitliches?

Es kommen für die Beurtheilung von gut erhaltenen Skelettheilen nur das Schädeldach und die Zähne nebst zugehörigen Knochen der carbonischen Formen in Betracht, also gerade keine einwandfreien Gebilde. Mit dem Schädeldach des *Ct. obliquus* ist bei dessen mangelhafter Erhaltung überdies kein genauer Vergleich möglich. Es beschränkt sich daher die Vergleichung auf die Zahnplatten. Diese aber sind zwar dem Habitus nach ähnlich, zeigen jedoch in der Zahl der Leisten bedeutende Divergenzen.

Es steht somit die Einheitlichkeit des Genus *Ctenodus* bisher auf schwachen Füssen. Dagegen zeigen die erwähnten beiden carbonischen Ctenodontiden auf Grund ihres Schädeldaches Beziehungen zu dem devonischen *Dipterus*, worauf schon HANCOCK und ATTHEY (1871, p. 193) hinwiesen. Es ist schwer, die enge Uebereinstimmung, welche klar zu Tage tritt, wenn man z. B. WOODWARD's Abbildung von *Ctenodus cristatus* (1891, Plate IV) mit der des *Dipterus platycephalus* (ZITTEL, 1895, Fig. 1492 A) vergleicht, durch Convergenz zu erklären. Auch die Zahl der Zahnleisten (12), der Pterygopalatinzähne von *Ctenodus tuberculatus* und *Dipterus valenciennesi* (*platycephalus*) stimmt überein (vergl. ZITTEL, Fig. 1492 B und 1493). Es scheinen somit nach den bischer bekannten Daten *Ctenodus cristatus* und *tuberculatus* dem *Dipterus platycephalus* nahe zu stehen, andererseits *Ctenodus obliquus* dem *Ceratodus*.

Nehmen wir aber an, spätere Funde würden die Zusammenfassung der verschiedenen *Ctenodus*-Arten rechtfertigen, so wäre eines doch sicher, dass *Ctenodus* und namentlich *Dipterus* weit höher differenzirt sind als *Ceratodus*. TRAQUAIR's bekannte Ausführungen über die starke Verknöcherung des *Dipterus*-Schädels wurde schon von verschiedenen Autoren im richtigen Sinne gewürdigt. Ich möchte hier nur noch daran erinnern, dass HANCOCK und ATTHEY (1871, p. 192) auch auf Ossificationen der Wirbel hinwiesen.

Nachdem in jeder Beziehung *Ceratodus* als der primitivere erkannt ist, muss auch die Annahme DOLLO's, dass die Heterocerkie bei *Dipterus* etwas Primitives bedeute, fallen. Der Schwanz von *Ceratodus* zeigt zwar gewiss Rückbildungen; für eine ehemalige Heterocerkie bei ihm ist aber kein Beweis erbracht. Ich kann nach alledem, falls überhaupt eine Verwandtschaft zwischen *Dipterus* und den recenten Dipnoern besteht, diese im Gegensatz zu DOLLO nur im Sinne von WOODWARD und BRIDGE auffassen.

c) Zurückweisung einer Ableitung der Dipnoer von den Crossopterygiern.

Wenn aber *Ceratodus* der primitivste der bekannten Dipnoer ist, dann muss auch die Ableitung von den uns bekannten Crossopterygiern aufs schwerste erschüttert werden.

Von den Gründen, die DOLLO (p. 104 u. 105) für diese Ableitung der Dipnoer anführt, greife ich nur die das Kopfskelet betreffenden heraus und habe gegenüber den Punkten 6—8, 10, 12, 13 Folgendes zu bemerken: Für eine ehemalige Existenz von Jugularplatten geben die Verhältnisse der intermandibulären

1) Erwähnt sei auch FRITSCH's Beobachtung, dass man bei *Ctenodus obliquus* ebenso wie bei *Ceratodus* nicht selten geheilte Rippenbrüche antrifft.

Muskulatur keinerlei Beweis und keinerlei Wahrscheinlichkeit. Der Opercularapparat ist bei *Ceratodus* erst in der Entwickelung begriffen, seine starke Rückbildung bei den Dipneumones ist nur der Anpassung an eine specielle Lebensweise zu danken und ohne phylogenetische Bedeutung. Ebenso stellen sich die Suborbitalknochen als relativ junge Erwerbungen dar. Dass mit einer Bezahnung versehene prämaxillare und supramaxillare Knochen bei *Ceratodus* bestanden hätten, entbehrt der Begründung. Desgleichen ist es ausgeschlossen, dass einst die Mandibel der Vorfahren von *Ceratodus* vollständig verknöchert war.

Auch mit Punkt 13 kann ich mich nicht einverstanden erklären. Sowohl Dollo (1895, p. 109 u. 110) wie Bridge (1898, p. 371—372) geben an, dass die Autostylie secundär aus der Hyostylie hervorgegangen sei. Da nun nach Gegenbaur's Untersuchung 1872 (vergl. K. Fürbringer, 1903, p. 381—394) es wohl keinem Zweifel mehr unterliegt, dass der Kieferbogen aus einem Visceralbogen hervorging, müssen wir als den allerprimitivsten Zustand doch einen solchen annehmen, wo der Mandibularbogen und der Hyoidbogen gesondert am Cranium articulirten (primäre Autostylie). Dass aber der autostyle Schädel der Dipnoer und der Holocephalen, an dessen Autostylie mit Unrecht noch von Manchem gezweifelt wird, nicht direct von dieser primären Autostylie, sondern erst auf einem Umwege, aus der Hyostylie, erworben wurde, das ist nicht bewiesen. Gerade das Vorkommen bei einem so primitiven Knorpelfisch und bei demjenigen mit Knochen versehenen, der von allen das primitivste Knorpelcranium bewahrt hat, müsste zur Vorsicht mahnen. Die Angabe von Bridge, dass man aus dem Vorhandensein eines Hyomandibulare bei *Ceratodus* auf die Hyostylie von dessen Vorfahren schliessen dürfte, halte ich nicht für überzeugend, gerade so gut konnte es auch erhalten bleiben, nur weil es einst das sehr mächtige Hyoid aufhängen musste. Auch die Lage beim Embryo (Taf. XL u. XLI, Fig. 42) ist für die primäre Hyostylie nicht gerade günstig. Höchstens könnte man bei *Ceratodus* und *Chimaera* eine ehemalige Amphistylie wie bei *Cestracion* annehmen; aber auch für eine solche lässt sich vergleichend-anatomisch wie embryologisch keinerlei Beweis erbringen.

d) Beziehungen der Dipnoer zu Pleuracanthiden, Selachiern und Holocephalen.

Ich muss hiernach die Ableitung der Dipnoer von den Crossopterygiern, die sich namentlich auf diese supponirte Hyostylie stützt, als gescheitert betrachten. Es kommen von den bekannten Fischen nur die Selachier, Pleuracanthiden und Holocephalen in Betracht. Von diesen sind die uns bekannten, auch die alten Pleuracanthiden, für Vorfahren der Dipnoer zu stark differenzirt; dagegen scheinen keine Hindernisse für eine Ableitung von gemeinsamen Vorfahren zu bestehen. Es braucht sogar, nachdem ich p. 151—155 [483—487] nachgewiesen, dass keinem der bekannten Dipnoer ein 6. Kiemenbogen zukommt, auf gar keine allzu primitive Form zurückgegangen zu werden. Von Vergleichsmomenten, die meine Untersuchungen erbrachten, will ich nur an das Vorkommen eines M. interbranchialis und M. levator arcuum visceralium erinnern. Ferner constatirte ich, wie Sewertzoff, bei *Ceratodus*-Embryonen die Anlage einer Spritzlochspalte.

Die Beweisführung seitens O. Reis, dass bei Pleuracanthiden keine Spritzlochknorpel vorkommen könnten, hat gewiss manches für sich. Für die Notidaniden gab Gegenbaur 1872 schon eine ähnliche Erklärung; jedoch scheint, nachdem ich bei *Chlamydoselachus*, für den man das Fehlen auf gleiche Weise begründete, 1903 (p. 389, Taf. XVI, Fig. 7) ein Rudiment nachwies, äusserste Vorsicht geboten. Eine Beziehung der Art, dass engen Kiemenspalten ein weites Spritzloch entsprechen soll, scheint mir nicht durchgängig gewahrt zu sein. Auch der bestimmten Behauptung von O. Reis, dass die unpaare Flosse der Pleuracanthiden keine primitive Flossenform zeigt, kann ich in keinerlei Weise beistimmen. Gerade diese noch

fast einheitliche, wenig differenzirte Flosse liefert ein nicht unwichtiges Vergleichsmoment mit den Dipnoern. Auch die Ausbildung der oberen Bogen bei Pleuracanthiden und Dipnoern zeigt manche Aehnlichkeit. Das von Reis (1897, p. 93) über die Organisation der Pleuracanthiden Gesagte enthält, wie mir scheint, manches richtige, nur halte ich die extreme Umbildung für zu stark betont. Gerade deshalb, weil die Pleuracanthiden in ihren abnormen Lebensverhältnissen wenig Concurrenten hatten, brauchten an vielen Organen im Kampf ums Dasein keine wichtigen Umgestaltungen vor sich zu geben. Wie bei den Dipnoern, glaube ich, lässt sich auch bei ihnen zeigen, dass von zwei Organen, von denen gleichzeitig das eine Rückbildungen eingeht, das andere im Kampf ums Dasein weiter entwickelt wird, nach einer Spanne Zeit das in Rückbildung begriffene noch mehr an den Ausgangspunkt errinnern kann, als das weiter entwickelte. Wenn nun auch einseitig verfahren würde, falls man die Pleuracanthiden als Stammformen [1]) der Dipnoer ansähe, so glaube ich doch, dass die zwischen beiden bestehenden Aehnlichkeiten (Axenskelet, unpaare Flosse, etc.) nicht nur als Convergenzerscheinungen unter gleichen Bedingungen lebender, ursprünglich differenter Formen zu deuten sind. Es scheint mir vielmehr, dass die einheitliche unpaare Flosse [2]) und die stark ausgebildeten oberen Bogen für die Phylogenese dieser beiden Abtheilungen zu beachten sind. Dass eine solche gemeinsame Stammform keineswegs den Pleuracanthiden näher gestanden haben muss als den Dipnoern [3]), erhellt z. B. daraus, dass wir bei ersteren schon eine ausgesprochene Hyostylie finden. Wenn Reis (p. 82—84) die Ausbildung der Hyostylie bei den Pleuracanthiden als eine Correlation zum Auftreten des Kopfstachels ansieht, so erscheint mir das sehr gewagt; bei vielen recenten Selachiern, die ja alle eines Kopfstachels entbehren, ist Hyostylie in ganz gleicher Weise ausgebildet.

An eine Ableitung von Selachiern s. str. ist nach allem, was wir von deren Organisation kennen, nicht zu denken. Abgesehen von der hier trotz mancher Varianten schon sehr festgelegten Form des Axenskelets und den starken Reductionen und Differenzirungen des unpaaren Flossenskelets spricht z. B. das Vorhandensein des Nervus praeopticus bei den Dipnoern entschieden dagegen. Auch die Entwickelung des Craniums ist (nach Sewertzoff) eine differente.

Auch die Holocephalen scheinen mir von den Prodipnoern trotz mancher Analogien (Verschmelzung des Palatoquadratum mit dem Cranium, starke Ausbildung des Flossenstachels der ersten Dorsalis) weiter abzustehen als die Pleuracanthiden.

Auf eine ausführliche Discussion der Beziehungen der Dipnoer zu den Selachiern s. lat. einzugehen, liegt nicht in der Absicht dieser Arbeit.

---

1) Auch Döderlein 1889, dessen Ausführungen ich sonst in vielen Punkten zustimme, scheint mir vielleicht etwas zu weit gegangen zu sein, wenn er p. 127 sagt, dass *Pleuracanthus* der gemeinsamen Stammform aller Fische am nächsten steht. Für manche Organe trifft das gewiss zu; aber die starke Ausbildung des Kopfstachels, die Fünfzahl der Kiemenbogen, die ein geleitete Hyostylie u. a. ist auch zu berücksichtigen.

2) Die paarigen Flossen liess ich bei der Vergleichung aus dem Spiel, da bekanntlich zwischen den verschiedenen Forschern noch keine Einigung erreicht ist, ob wir es hier mit einer sehr ursprünglichen Flossenform zu thun haben oder mit einer ganz specialisirten Anpassungserscheinung an eine Lebensweise auf schlammigem Boden (Jaekel) oder mit einer Flosse, die, von denen anderer Selachier in keiner Weise principiell verschieden, „zufällig“ biseriale Form hat. Die letztere Ansicht, die z. B. auch von Reis angenommen wurde, scheint mir einer Diskussion werth.

3) Da das Knorpelcranium des *Ceratodus* von dem der Pleuracanthiden nicht unwesentlich differirt, wäre es müssig, hier Betrachtungen anzustellen, welches das primitivere sei. Auf keinen Fall wird man sagen dürfen: weil mit dem Knorpelcranium des *Ceratodus* Knochen in Beziehung treten, ist es minder primitiv. In manchen Fällen dürfte gerade das durch Knochen umscheidete und so in seiner Form mehr oder weniger festgelegte Knorpelskelet, da es hiermit vor äusseren Einwirkungen geschützt und mechanischen Agentien etwas mehr entzogen wird, in seiner durch die Knochenscheiden bedingten grösseren Widerstandsfähigkeit geringeren Wandlungen unterworfen sein, als das von Knochen nicht bedeckte und damit mechanischen Einflüssen gegenüber viel labilere Knorpelskelet. Natürlich ist hier nur von Formen die Rede, bei denen das Primordialcranium noch in grösserer Ausdehnung persistirt.

e) Beziehungen zu den Amphibien.

Bezüglich der Ableitung der Amphibien von den Dipnoern, die von vielen Forschern, ich erwähne hier nur HAECKEL, M. FÜRBRINGER, GR. KERR, BRIDGE und SEMON, befürwortet wird, möchte ich bemerken, dass mir die Untersuchung des Knochensystems des Schädels hierfür keine directen Beweise ergab. Die Schädelknochen dürften vielmehr von den Dipnoern und Amphibien separat erworben sein. Den vielen Aehnlichkeiten, die sich beim Vergleich des knöchernen Kopfskelets mancher Urodelen (z. B. *Cryptobranchus* und *Menobranchus*) ergeben, stehen so viel principielle Differenzen gegenüber, dass sehr wohl an eine durch parallele Züchtung auf gleicher knorpliger Grundlage entstandene Analogie zu denken ist, wie das auch einer betreffs der Fische von Professor R. HERTWIG mehrfach im Gespräch geäusserten Ansicht entspricht. Namentlich ist eine Abstammung der von vielen als sehr primitive Amphibien angesehenen Stegocephalen von den Dipnoern auf Grund der Schädeldachknochen nicht zu befürworten. Der knöcherne Stegocephalenschädel zeigt, wie von verschiedenen Forschern hervorgehoben wurde, grosse Aehnlichkeiten mit dem des *Polypterus*. Unrichtig wäre es aber, daraus in einseitiger Weise auf eine Abstammung des Amphibienstammes von den Crossopterygiern, die ja namentlich von COPE, KINGSLEY, POLLARD und DOLLO vertreten wird, zu schliessen. Denn abgesehen von anderen Organsystemen (vergl. namentlich die werthvolle Uebersicht SEMON's, 1901), ist es gerade das knorpelige Primordialcranium der Dipnoer, welches mit dem der Amphibien eine Uebereinstimmung zeigt, die sich auch in dem Modus der Entwickelung (vergl. SEMON, 1901, und SEWERTZOFF, 1902, p. 595 und 596) äussert. Ich möchte hier besonders auch auf die engen Beziehungen des Hyomandibulare zur Ohrkapsel bei den Dipnoern hinweisen, von denen sich leicht die Verhältnisse der Columella der Amphibien ableiten liessen. PINKUS hat im Verhalten des R. lateralis profundus vagi des *Protopterus*, der nach ihm am Hals und vorderen Rumpftheil keine Seitenäste zur Seitenlinie abgeben soll, eine Parallele zu *Proteus anguineus* gesehen; dies ist nicht richtig, denn ich konnte bei allen drei Dipnoern solche Seitenäste nachweisen.

Wenn wir somit keine bestimmte Ordnung der Amphibien von den Dipnoern ableiten können, so ergiebt sich daraus noch durchaus kein Einwand gegen eine Abstammung von den Dipnoern überhaupt, nur dürfte diese Abzweigung schon zu einer Zeit stattgefunden haben, als diese Urdipnoer noch keine Knochen entwickelt hatten; es erklären sich hieraus auch alle Misserfolge, welche die Ableitungen des knöchernen Craniums der Amphibien von dem der Dipnoer hatten. Ob wir die Aehnlichkeit des Craniums der Stegocephalen mit dem des *Polypterus* als Convergenzerscheinung anzusehen haben, die bei einer einseitig differenzirten Gruppe der Amphibien auftrat, oder, was mir aber recht unwahrscheinlich vorkommt, ob die Stegocephalen von den Crossopterygiern mit schon ausgebildetem Knochenskelet abstammen, so dass die Klasse der Amphibien eine polyphyletische wäre, darauf kann ich hier nicht eingehen.

Jedenfalls aber kann ich SEMON nur Recht geben, wenn er (1901, p. 187) sagt: „ . . . . . dass die Klasse der Dipnoer diejenige Klasse ist, die den Amphibien verwandtschaftlich weitaus am nächsten steht.“

Literatur.

ALLIS jr., E. PH., The anatomy aud development of the lateral line system in *Amia calva*. Journ. of Morph., Vol. II, No. 3, April, 1889.

—, The premaxillary and maxillary bones and the maxillary and mandibular breathing valves of *Polypterus bichir*. Anat. Anz., Bd. XVIII, 1900.

—, On certain features of the lateral canals and cranial bones of *Polyodon folium*. Zool. Jahrb., Bd. XVII, Heft 4, 1903.

AYERS, H., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoer. Jena. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XVIII (N. F. Bd. II), 1885.

—, On the genera of the Dipnoi Dipneumones. American Naturalist, Vol. XXVII, Nov. 1893, p. 919—932.

BALFOUR, F. M., and PARKER, W. N., On the structure and development of *Lepidosteus*. Philosophical Transact. of the Royal Society, Part 2, 1882.

BAUR, G., Ueber *Lepidosiren paradoxa* FITZINGER. Zool. Jahrb., Bd. II, 1887.

BEAUREGARD, H., Encéphale et nerfs crâniens du *Ceratodus forsteri*. Journ. de l'Anatomie et de la Physiologie, Paris 1881.

BISCHOFF, TH. L. W., *Lepidosiren paradoxa*, anatomisch untersucht und beschrieben, Leipzig 1840.

BOAS, E. V., Ueber Herz und Arterienbogen bei *Ceratodus* und *Protopterus*. Morph. Jahrb., Bd. VI, 1880.

BRAUS, H., Ueber die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern. Jena. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXI (N. F. Bd. XXIV), 1898.

—, Die Muskeln und Nerven der *Ceratodus*-Flosse. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der freien Gliedmaasse bei niederen Fischen und zur Archipterygiumtheorie. SEMON's Zool. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. I, Lief. 3, 1900 (1901).

—, Thatsächliches aus der Entwickelung des Extremitätenskelets bei den niedersten Formen. Festschr. f. HAECKEL, Jena 1904.

—, Die Entwickelung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelets. Handb. d. vergl. u. exp. Entw., v. HERTWIG, Jena 1904.

BRIDGE, T. W., On the morphology of the skull in Paraguayan *Lepidosiren* and in other Dipnoids. Trans. Zool. Soc. London, Vol. 14, 1898.

BRONGNIART, CH., Sur un nouveau Poisson fossile du terrain houiller de Commentry (Allier), *Pleuracanthus gaudryi*. Bulletin de la Soc. géologique de France, 1888, Sér. 3, T. XVI.

BROWN, C., Ueber das Genus *Hybodus* und seine systematische Stellung. Palaeontogr., Bd. XLVI, Stuttgart 1900.

BURCKHARDT, R., Das Centralnervensystem von *Protopterus annectens*. Eine vergleichend-anatomische Studie, Berlin R. Friedländer & Sohn, 1892.

COBBOLD, T. S., On the cranial bones of *Lepidosiren* (*Protopterus*) *annectens*. Proc. Zool. Soc. London, 1862.

COPE, E. P., On the structure of the skull in the Elasmobranch genus *Didymodus*. Am. Philosoph. Soc. Philadelphia, 1884.

CREDNER, H., Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauenschen Grundes. Zeitschr. d. Deutschen geolog. Gesellsch., Berlin, 1881—1893.

DEAN, B., Fishes living and fossil, New York 1895.

DÖDERLEIN, L., Das Skelet von *Pleuracanthus*. Zool. Anz., Bd. XII, 1889.

DOLLO, L. Sur la phylogénie des Dipneustes. Bull. Soc. Belge de Géologie, T. T, 1895.

DRÜNER, C., Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. Theil I. Zool. Jahrb. 1901.

FRITSCH, A., Fauna der Gaskohle etc. Böhmens, Bd. I—III, Prag 1883—1895.

FÜRBRINGER, K., Beiträge zur Kenntniss des Visceralskelets der Selachier. Morph. Jahrb., Bd. XXXI, Heft 2 u. 3, Leipzig, 1903.

—, Ueber einige Beobachtungen am Dipnoerkopf. Anat. Anz., Bd. XXIV, Jena 1904.

FÜRBRINGER, M., Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie, Festschr. f. C. GEGENBAUR, Bd. III, Leipzig 1897.

GADOW, H., On the modification of the first and second visceral arches, with special reference to the homologies of the auditory ossicles. Phil. Trans. R. Soc. London, Vol. CLXXIX B, 1888.

GARMAN, S., *Chlamydoselachus anguineus* GARM. Bull. of the Mus. of Comp. Zoology Harvard College, Cambridge 1885.

GAUPP, E., Die Metamerie des Schädels. Sonder-Abdr. aus Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgeschichte, Bd. VII, 1897, Wiesbaden 1898.

GEGENBAUR, C., Vergl. Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. I, Leipzig 1898; Bd. II, 1901.

—, Ueber die Occipitalregion und die ihr benachbarten Wirbel der Fische. Festschr. f. KÖLLIKER, Leipzig 1887.

GÖPPERT, E., Der Kehlkopf von *Protopterus annectens* (OWEN). Festschr. f. E. HAECKEL, Jena 1904.

GÜNTHER, A., Description of *Ceratodus*, a genus of Ganoid fishes, recently discovered in rivers of Qeensland. Phil. Trans. R. Soc., Vof. CLXI, 1871.

HAECKEL, E., Zur Phylogenie der australischen Fauna. SEMON's Zool. Forschungsreisen in Australien etc., Bd. I, Lief. 1, Jena 1893.

—, Systematische Phylogenie der Wirbelthiere. Dritter Theil des Entwurfs einer systematischen Stammesgeschichte, Berlin, G. Reimer, 1895.

HANCOCK, A., and ATTHEY, TH., A few remarks on *Dipterus* and *Ctenodus*, and on their relationship to *Ceratodus forsteri* KREFFT. Annals and Magaz. of Natural History, No. 37, Jan. 1871, p. 190.

HASSE, C., Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwicklung der Wirbelsäule, Jena 1879—1882.

—, Beiträge zur allgemeinen Stammesgeschichte der Wirbeltiere, Jena 1883.

HASWELL, W. A., Studies on the Elasmobranch skeleton. Proc. Linn. Soc. of N. S. Wales, Vol. IX, Sydney 1884.

HELBING, H., Beiträge zur Anatomie und Systematik der Lämargiden. Anat. Anz., Bd. XXI, 1902.

HERTWIG, O., Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. XI, 1874.

HUMPHRY, G. M., The muscles of *Ceratodus*. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. VI, Cambridge and London 1872.

—, The muscles of *Lepidosiren annectens* with the cranial nerves. Ibid. Vol. VI, Cambridge and London 1872.

HUXLEY, T. H., Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere (übersetzt von E. RATZEL), Breslau 1873.

—, On *Ceratodus forsteri*, with observations on the classification of Fishes. Proc. Zool. Soc. London, 1876.

HYRTL, JOS., *Lepidosiren paradoxa*, Monographie. Aus den Abhandlungen K. Böhm. Ges., 5. F., Bd. III, Prag 1845.

JAEKEL, O., Ueber die Organisation der Pleuracanthiden. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Fr. zu Berlin, 1895.

JAQUET, M., Contribution à l'anatomie comparée des systèmes squelettaire et musculaire de *Chimaera collei*, *Callorhynchus antarcticus*, *Spinax niger*, *Protopterus annectens*, *Ceratodus forsteri* et *Axolotl*. Arch. Sc. méd. de Bucarest, T. II, Paris 1897; T. III, 1898; T. IV, 1899; T. V, 1899.

KINGSBURY, B. B., The lateral line system of sense organs in some American Amphibians and comparison with the Dipnoans. Trans. Amer. Micr. Soc., Vol. XVII, 1896.

KLAATSCH, H., Ueber die Wirbelsäule der Dipnoer. Verh. d. Anat. Gesellsch. Göttingen 21.—24. Mai 1893.

KOKEN, E., Ueber *Pleuracanthus* AG. oder *Xenacanthus* BEYR. Sitzungsber. Gesellsch. naturf. Fr. zu Berlin, 1889.

MAYER, PAUL, Die unpaaren Flossen der Selachier. Mittheil. d. zoolog. Station zu Neapel, Bd. VI, Heft 2, 1885.

MIALL, L. C., Monograph of the Sirenoid and Crossopterygian Ganoids. Palaeontogr. Soc., Vol. XXXII, 1878.

MIVART, ST. S., Notes on the fins of the Elasmobranches etc. Transact. Zoolog. Soc. London, 1879.

PARKER, W. N., On the anatomy and physiology of *Protopterus annectens*. Trans. R. Irish Acad., Vol. XXX, 1892.

PETERS, W., Ueber einen dem *Lepidosiren annectens* verwandten Fisch von Quillimane. MÜLLER's Arch., Berlin 1845.

PINKUS, F., Die Hirnnerven von *Protopterus annectens*. Morph. Arbeiten v. G. SCHWALBE, Jena 1894.

POLLARD, H. B., On the anatomy and phylogenetic position of *Polypterus*. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog., Bd. V, 1892.

—, The oral cirri of Siluroids and the origin of the head in Vertebrates. Ibid. Bd. VIII, Heft 4, Jena 1895.

—, The suspension ol the jaws in Fish. Anat. Anz., Bd. X, (1894) 1895.

REIS, O. M., Das Skelet der Pleuracanthiden und ihre systematischen Beziehungen. Abh. Senckenbergischen Naturf. Gesellsch., Bd. XX, Frankfurt 1903.

RIDEWOOD, W. G., On the hyoid arch of *Ceratodus*. Proc. Zool. Soc. London, 1894.

RÖSE, C., Ueber Zahnbau und Zahnwechsel der Dipnoer. Anat. Anz., 7. Jahrg., 1892.

RUGE, G., Ueber das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbelthieren. Festschr. f. GEGENBAUR, Leipzig, 1897.

SAGEMEHL, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Morph. Jahrb., Bd. XVII, Leipzig 1891.

SEMON, R., Die äussere Entwickelung des *Ceratodus forsteri*. SEMON's Zool. Forschungsreisen in Australien etc., Bd. I, Lief. 1, 1893.

—, Die Zahnentwickelung des *Ceratodus forsteri*. Ibid. Bd. I, Lief. 3, 1901 (separat hg. 1899).

—, Ueber das Verwandtschaftsverhältniss der Dipnoer und Amphibien. Zool. Anz., Bd. XXIV, 1901).

SEWERTZOFF, A. N., Zur Entwickelung des *Ceratodus forsteri.* Anat. Anz., Bd. XXI, 1902.

SPENCER, W. B., Contribution to our knowledge of *Ceratodus.* Part 1. The blood vessels. Macleay Memorial Volume, Sydney, 1893.

STRASSER, H., Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische, Stuttgart 1882.

TELLER, F., Ueber den Schädel eines fossilen Dipnoers, *Ceratodus* n. sp. aus den oberen Schichten der Trias der Nordalpen. Abh. d. k. k. Geol. Reichsanstalt, Bd. XV, Heft 3, Wien 1891.

TRAQUAIR, R. H., On the genera *Dipterus, Palaedaphus, Holodus* and *Cheirodus.* Ann. and Mag. Nat. Hist., Vol. II, 1878.

WIEDERSHEIM, R., Das Skelet- und Nervensystem von *Lepidosiren* (*Protopterus*) *annectens.* Jena. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XIV, 1880. Separat als Morphol. Studien, Jena 1880.

—, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, 1902.

—, Ueber das Vorkommen eines Kehlkopfes bei Ganoiden und Dipnoern sowie über die Phylogenie der Lunge. Zool. Jahrb., 1904.

VAN WIJHE, J. W., Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von *Ceratodus.* Niederl. Arch. f. Zool., Vol. III, Leiden 1882.

WINKLER, T. C., Description de quelques restes des poissons fossiles des terrains triasiques des environs de Wurzburg. Archives du Musée Teyler, T. V, Part 1, 1878.

WINSLOW, GUY M., The Chondrocranium in the Ichthyopsida. Tufts College Studies, No. 5. Tufts College Mass, March 1898.

WOODWARD, A. S., Catalogue of the fossil Fishes in the British Museum, Pt. 2, London 1891.

v. ZITTEL, K. A., Ueber *Ceratodus.* Sitzungsberichte Akad. d. Wissensch., mathem.-phys. Klasse, 1886.

—, Handbuch der: Paläontologie: Paläozoologie, Bd. III, München und Leipzig 1887—1890.

Ein vollständiges Verzeichniss der zahlreichen anderen Arbeiten über die Dipnoer findet sich in SEMON's Normentafeln des *Ceratodus*, Jena 1901.

Inhaltsübersicht.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2492

Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. Von Dr. **Max Fürbringer,** o. ö. Prof. d. Anatomie und Direktor des anatom. Instituts der Univ. Jena. Mit 30 Tafeln. 1888. 2 Bände. Preis: 125 Mark. I. Spezieller Teil: Brust, Schulter und proximale Flügelregion der Vögel. Preis: 56 Mark. — II. Allgemeiner Teil: Resultate und Reflexionen auf morphologischem Gebiete. Systematische Ergebnisse und Folgerungen. Preis: 75 Mark.

Die grösseren Vogelabteilungen und ihr gegenseitiger Verband. Versuch eines genealogischen Vogelsystems. Von Dr. **Max Fürbringer,** o. ö. Prof. der Anatomie und Direktor des anatomischen Instituts der Univ. Jena. Sep.-Abdr. von Cap. 6 des Systemat. Abschn. des Allgemeinen Teiles (der Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel). Mit 4 Tafeln. 1888. Preis: 7.50 Mark.

Beitrag zur Kenntnis der Kehlkopfmuskulatur. Von Dr. **Max Fürbringer,** o. ö. Prof. der Anatomie und Direktor des anatomischen Instituts der Universität Jena. 1875. Preis: 3 Mark.

Beitrag zur Systematik und Genealogie der Reptilien. Von Dr. **Max Fürbringer,** o. ö. Prof. der Anatomie und Direktor des anatomischen Instituts der Univ. Jena. Abdruck a. d. Jen. Zeitschr. für Naturw., N. F., Bd. XXVII. 1900. Preis: 2.40 Mark.

Soeben erschienen:

Festschrift zum siebzigsten Geburtstage von Ernst Haeckel. Herausgegeben **von seinen Schülern und Freunden.** Mit 16 Tafeln und 109 Abbildungen im Text. Preis: 80 Mark.

Inhalt: Strasburger, Eduard, Anlage des Embryosackes und Prothalliumbildung bei der Eibe nebst anschliessenden Erörterungen. Mit 2 Tafeln. — Hertwig, Oscar, Ueber eine Methode, Froscheier am Beginn ihrer Entwickelung im Raume so zu orientieren, dass sich die Richtung ihrer Teilebenen und ihr Kopf- und Schwanzende bestimmen lässt. Mit 1 Tafel und 1 Figur im Text. — Kükenthal, W., Ueber einige Korallentiere des Roten Meeres. Mit 2 Tafeln und 2 Figuren im Text. — Eggeling, H., Zur Morphologie des Manubrium sterni. Mit 1 Tafel und 43 Figuren im Text. — Göppert, E., Der Kehlkopf von Protopterus annectens (OWEN). Anatomische Untersuchung. Mit 1 Tafel und 5 Figuren im Text. — Walther, Johannes, Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke. Bionomisch betrachtet. Mit 1 Tafel und 21 Figuren im Text. — Biedermann, W., Die Schillerfarben bei Insekten und Vögeln. Mit 16 Figuren im Text. — Hertwig, Richard, Ueber physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Nebst Bemerkungen zur Aetiologie der Geschwülste. Mit 4 Tafeln. — Stahl, Ernst, Die Schutzmittel der Flechten gegen Tierfrass. — Braus, Hermann, Tatsächliches aus der Entwickelung des Extremitätenskelettes bei den niedersten Formen. Zugleich ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Skelettes der Pinnae und der Visceralbögen. Mit 2 Tafeln und 13 Figuren im Text. — Lang, Arnold, Ueber Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von Helix hortensis MÜLLER und Helix nemoralis L. — Maurer, F., Das Integument eines Embryo von Ursus Arctos, Ein Beitrag zur Frage der Haare und Hautdrüsen bei Säugetieren. Mit 1 Tafel und 4 Figuren im Text. — Ziegler, Heinrich Ernst, Die ersten Entwickelungsvorgänge des Echinodermeneies, insbesondere die Vorgänge am Zellkörper. Mit 1 Tafel und 4 Figuren im Text. — Verworn, Max, Die Lokalisation der Atmung in der Zelle. — Fürbringer, Max, Zur Frage der Abstammung der Säugetiere.

Festschrift zum siebzigsten Geburtstage des Herrn Geheimen Rats Prof. Dr. August Weismann in Freiburg in Baden. Zugleich Supplement-Band VII der „Zoologischen Jahrbücher". Herausgegeben von Dr. **J. W. Spengel,** Prof. in Giessen. Mit 32 Tafeln und 104 Abbildungen im Text. Preis: 60 Mark.

Hieraus einzeln:

R. Wiedersheim, Ueber das Vorkommen eines Kehlkopfes bei Ganoiden und Dipnoern sowie über die Phylogenie der Lunge. Mit 6 Tafeln und 1 Abbildung im Text. Einzelpreis: 9 Mark.

August Gruber, Ueber Amoeba viridis Leidy. Mit 1 Tafel. Einzelpreis: 2 Mark 50 Pf.

Alexander Petrunkewitsch, Künstliche Parthenogenese. Mit 3 Tafeln und 8 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 5 Mark.

Konrad Guenther, Keimfleck und Synapsis. Mit 1 Tafel. Einzelpreis: 2 Mark.

Valentin Häcker, Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Mit 1 Tafel und 13 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 4 Mark.

E. Korschelt, Ueber Doppelbildungen bei Lumbriciden. Mit 2 Tafeln und 7 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 2 Mark.

Otto L. Zur Strassen, Anthraconema. Mit 2 Tafeln und 9 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 4 Mark.

R. Woltereck, Ueber die Entwickelung der Velella aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve. Mit 3 Tafeln und 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 5 Mark.

P. Speiser, Die Hemipterengattung Polyctenes Gigl und ihre Stellung im System. Mit 1 Tafel. Einzelpreis: 1 Mark.

August Bauer, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. Mit 3 Tafeln und 7 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 3 Mark.

Th. Boveri, Ueber die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des Amphioxus. Mit 10 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 1 Mark.

Hans Spemann, Ueber experimentell erzeugte Doppelbildungen mit cyclopischem Defect. Mit 2 Tafeln und 24 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 3 Mark.

Richard Hesse, Ueber den feinern Bau der Stäbchen und Zapfen einiger Wirbeltiere. Mit 1 Tafel und 3 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 2 Mark 50 Pf.

L. Kathariner, Ueber die Entwicklung von Gyrodactylus elegans v. Nrdm. Mit 3 Tafeln und 10 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 3 Mark 50 Pf.

H. Friese u. F. v. Wagner, Ueber die Hummeln als Zeugen natürlicher Formenbildung. Mit 2 Tafeln. Einzelpreis: 5 Mark.

August Forel, Ueber Polymorphismus und Variation bei den Ameisen. Einzelpreis: 1 Mark.

C. Emery, Zur Kenntnis des Polymorphismus der Ameisen. Mit 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 1 Mark 50 Pf.

E. Wasmann, Zur Kenntnis der Gäste der Treiberameisen und ihre Wirte vom oberen Congo. Mit 3 Tafeln. Einzelpreis: 5 Mark.

Hubert Ludwig, Brutpflege bei Echinodermen. Einzelpreis: 80 Pf.

Heinrich Ernst Ziegler, Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. Einzelpreis: 1 Mark 20 Pf.

J. W. Spengel, Ueber Schwimmblasen, Lungen und Kiementaschen der Wirbeltiere. Einzelpreis: 1 Mark 20 Pf.

DENKSCHRIFTEN

DER

MEDICINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT

ZU

JENA.

VIERTER BAND.

RICHARD SEMON, ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN
IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

ERSTER BAND: CERATODUS.

IV. LIEFERUNG.

MIT 7 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 96 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1904.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2492

Des ganzen Werkes Lieferung 23.

ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

MIT UNTERSTÜTZUNG DES HERRN

DR. PAUL VON RITTER

AUSGEFÜHRT IN DEN JAHREN 1891—1893

VON

PROF. DR. RICHARD SEMON.

ERSTER BAND: CERATODUS.

IV. LIEFERUNG.

Hans Bluntschli, Der feinere Bau der Leber von Ceratodus forsteri, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Histologie der Fischleber. — L. Neumayer, Die Entwickelung des Darmkanales, von Lunge, Leber, Milz und Pankreas bei Ceratodus Forsteri. — Karl Fürbringer, Beiträge zur Morphologie des Skeletes der Dipnoer nebst Bemerkungen über Pleuracanthiden, Holocephalen und Squaliden.

MIT 7 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 96 ABBILDUNGEN IM TEXT.

ATLAS.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1904.

Semon, Dr. Richard, Professor, **Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel.** Mit Unterstützung des Herrn Dr. Paul von Ritter ausgeführt in den Jahren 1891—93 von Prof. Dr. Richard Semon. (Denkschriften der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena.)

Bisher erschienen.

Erster Band: **Ceratodus.** 3 Lieferungen. Mit 17 lithogr. Tafeln und 9 Abbildungen im Text. 1894, 1898, 1901. Preis: 88 Mark.

Inhalt: Ernst Haeckel, Systematische Einleitung: Zur Phylogenie der Australischen Fauna. — Richard Semon, Reisebericht und Plan des Werkes. — Richard Semon, Verbreitung, Lebensverhältnisse des Ceratodus Forsteri. — Richard Semon, Die äussere Entwickelung des Ceratodus Forsteri. — Baldwin Spencer, Der Bau der Lungen von Ceratodus und Protopterus. — Richard Semon, Die Entwickelung der paarigen Flossen von Ceratodus Forsteri. — Richard Semon, Die Zahnentwickelung des Ceratodus Forsteri. — Hermann Braus, Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. — Richard Semon, Die Furchung und Entwickelung der Keimblätter bei Ceratodus Forsteri.

Zweiter Band: **Monotremen und Marsupialier.** 5 Lieferungen (vollständig). Mit 39 lithogr. Tafeln und 90 Abbildungen im Text. 1895, 1896, 1897. Preis: 97 Mark.

Inhalt: Richard Semon, Beobachtungen über die Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen nebst Notizen über ihre Körpertemperatur. — Richard Semon, Die Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier. — Richard Semon, Zur Entwickelungsgeschichte der Monotremen. — Georg Ruge, Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparate. — Hermann Klaatsch, Studien zur Geschichte der Mammarorgane. I. Teil: Die Taschen- und Beutelbildungen am Drüsenfeld der Monotremen. — F. Hochstetter, Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Blutgefässsystems der Monotremen. — Albert Narath, Die Entwickelung der Lunge von Echidna aculeata. — Albert Oppel, Ueber den Magen der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica. — Hermann Braus, Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbeltiere. — C. Emery, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Morphologie des Hand- und Fussskeletts der Marsupialier. — Albert Oppel, Ueber den Darm der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica.

Dritter Band: **Monotremen und Marsupialier II.** 4 Lieferungen. Mit 32 lithogr. Tafeln und 236 Abbildungen im Text. 1897, 1898, 1899, 1901. Preis: 111 Mark.

Inhalt: Th. Ziehen, Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. I. Teil: Makroskopische Anatomie. — Fritz Römer, Studien über das Integument der Säugetiere. II. Das Integument der Monotremen. — Theodor Dependorf, Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Marsupialier. — F. Maurer, Schilddrüse, Thymus und sonstige Schlundspaltenderivate bei Echidna und ihre Beziehungen zu den gleichen Organen bei anderen Wirbeltieren. — Otto Seydel, Ueber Entwickelungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbeltiere. — Ernst Göppert, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. — Alfred Denker, Zur Anatomie des Gehörorgans der Monotremata. — C. Emery, Hand und Fussskelett von Echidna hystrix. — Th. Ziehen, Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. Ein Beitrag zur vergleichenden makroskopischen und mikroskopischen Anatomie und zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Wirbeltiergehirns. — J. F. van Bemmelen, Der Schädelbau der Monotremen.

Vierter Band: **Morphologie verschiedener Wirbeltiere.** 3 Lieferungen. Mit 14 lithogr. Tafeln und 50 Abbildungen im Text. 1897, 1899, 1901. Preis: 48 Mark.

Inhalt: W. Kükenthal, Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen. — H. Eggeling, Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. I. Mitteilung: Die ausgebildeten Mammardrüsen der Monotremen und die Milchdrüsen der Edentaten nebst Beobachtungen über die Speicheldrüsen der letzteren. — Albert Oppel, Ueber die Zunge der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica. — H. Eggeling, Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. II. Die Entwickelung der Mammardrüsen, Entwickelung und Bau der übrigen Hautdrüsen der Monotremen. — Wolff v. Gössnitz, Beitrag zur Diaphragmafrage.

Fünfter Band: **Systematik, Tiergeographie, Anatomie wirbelloser Tiere.** 6 Lieferungen. Mit 67 lithogr. Tafeln und 19 Abbildungen im Text. 1894, 1895, 1896, 1898, 1900, 1903. Preis: 148 Mark 40 Pf.

Inhalt: A. Ortmann, Crustaceen. — E. v. Martens, Mollusken. — W. Michaelsen, Lumbriciden. — C. Ph. Sluiter, Holothurien. — O. Boettger, Lurche (Batrachia). — O. Boettger, Schlangen. — J. Th. Oudemans, Eidechsen und Schildkröten. — A. Reichenow, Liste der Vögel. — F. Römer, Monotremata und Marsupialia. — C. Ph. Sluiter, Tunicaten. — B. Haller, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von Nautilus pompilius. — Arnold Pagenstecher, Lepidoptera Heterocera. — Max Fürbringer, Lepidoptera Rhopalocera. — Max Weber, Fische von Ambon, Java, Thursday Island, dem Burnett-Fluss und von der Süd-Küste von Neu-Guinea. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Ophiuroidea. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Asteroidea. — C. Ph. Sluiter, Nachtrag zu den Tunicaten. — Marianne Plehn, Polycladen von Ambon. — W. Fischer, Gephyreen. — E. Simon, Liste der Arachniden der Semon'schen Sammlung in Australien und dem Malayischen Archipel. — J. C. H. de Meijere, Die Dipteren der Semon'schen Sammlung. — F. Zschokke, Die Cestoden der Marsupialia und Monotremata. — L. L. Breitfuss, Amphoriscus semoni, ein neuer heterocöler Kalkschwamm. — Casimir R. Kwietniewski, Actiniaria von Ambon und Thursday Island. — Eugen Burchardt, Alcyonaceen von Thursday Island (Torres-Strasse) und von Amboina. — L. S. Schultze, Rhizostomen von Ambon. — v. Linstow, Nemathelminthen. Von Herrn Richard Semon in Australien gesammelt. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Crinoidea. — L. Döderlein, Ueber einige epizoisch lebende Ophiuroidea. — L. Döderlein, Ueber „Krystallkörper“ bei Seesternen und über die Wachstumserscheinungen und Verwandtschaftsbeziehungen von Goniodiscus sebae. — Carl Graf Attems, Myriopoden. — W. Weltner, Süsswasser-Schwämme. — Ernst Schulz, Die Hornschwämme von Thursday Island und Amboina. — Oswald Kieschnick, Kieselschwämme von Amboina. — W. Weltner, Hydroiden von Amboina und Thursday Island. — Johann Staub, Neue Nemertinen aus Amboina. — K. M. Heller, Systematische Aufzählung der Coleopteren. — G. Horváth, Hemiptera. — Ernst Hentschel, Gorgonacea von Amboina und Thursday Island. — Eugen Burchardt, Alcyonaceen von Thursday Island (Torres-Strasse) und von Amboina. II. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Echinoidea. — Maximilian Meissner, Liste der von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Bryozoen. — Johannes Thiele, Proneomenia amboinensis n. sp. — Ant. Collin, Verzeichnis der von Professor R. Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Polychäten. — Hermann August Krauss, Orthopteren aus Australien und dem Malayischen Archipel, gesammelt von Professor Dr. Richard Semon. — Paul Matschie, Die Chiropteren, Insectivoren und Muriden der Semon'schen Forschungsreise.

Tafel XXXV.

Tafel XXXV.

Alle Figuren sind, ebenso wie die Textillustrationen möglichst naturgetreu (die Textillustrationen sind meist etwas schematisch dargestellt, alle Umrisse aber alle absolut naturgetreu) mit dem ABBE-ZEISSschen Zeichenapparat gezeichnet.

Fig. 1. Leber von *Ceratodus forsteri*. Uebersicht über eine Partie des Leberparenchyms. Die vielgewundenen Leberzellschläuche zeigen centrotubuläre Zellen im Quer- und Längsschnitt an verschiedenen Stellen (*C.A.*). Zwischen Leberschläuchen und Gefässendothel (*E*) verlaufen an einzelnen Stellen die geschweiften, fuchsinrothen Radiärfasern (*rf*). Bei *rf*[1] eine Radiärfaser im Querschnitt. Man beachte, wie, namentlich im Centrum des Bildes, einzelne Radiärfasern zwischen die Leberzellen eingedrungen sind. *rk* rothe Blutkörperchen, *L* Leukocyten. Fixation: Sublimat-Pikrin-Essigsäure. Färbung nach BIONDI. ZEISS, hom. Imm. 2,0, Comp.-Oc. 2. Vergr. 435-fach.

Fig. 2. Leber von *Ceratodus forsteri*. Die Umgebung zweier Blutgefässe (*vp*). Die Wandung der Blutgefässe enthält zahlreiche dunkelblau gefärbte elastische Fasern, nach aussen von dieser Kapsel liegen Lymphzellenansammlungen (*Ly*) und Pigmentzellen (*P*), sowie jene Partien, welche den Netzen der Schaltstücke (*S*) entsprechen. Zwischen den Schaltstücken verlaufen hellblau gefärbte elastoide Fasern. Bei *Gg* ein kleiner Gallengang im Querschnitt. *A.S.* ein an seinen Kernen kenntliches, ins Parenchym ausstrahlendes Schaltstück. *L* Leberzellkerne, zwischen denen bei *x* hellblau gefärbte Radiärfasern verlaufen. *Bk.* Blutkörperchen, *E* Endothelkerne. Fixation: Sublimat-Pikrin-Essigsäure. Färbung: Karmin-Fuchsin-Resorcin (nach WEIGERT) ZEISS, Apochr.-Obj. 16,0, Comp.-Oc. 8. Vergr. 215-fach.

Fig. 2a. Partie aus demselben Präparat, dem Fig. 1 entstammt. 2 Leberzellen mit flächenständigem Seiten-Gallenkanälchen (*gk*) und umsponnen von hellblau gefärbten, elastoiden Radiärfasern. Bei *Q* das Querschnittsbild einer solchen. Fixation und Färbung wie vorige Figur. ZEISS, hom. Imm. 2,0, Comp.-Oc. 4. Vergr. 850-fach.

Fig. 3. Leber von *Ceratodus forsteri*. 3 Leberzellen mit ihrem Gallenkanälchen. An den Zellen sind gegen das Gallenkanälchen hin die dunklen Secretgranula, im übrigen Zellleib, namentlich an der Zellbasis, die fuchsinophilen Zellgranula zu sehen. Fixation: Sublimat-Pikrin-Essigsäure. Färbung: Eisenhämatoxylin-S-Fuchsin. ZEISS, hom. Imm. 2,0, Comp.-Oc. 4. Vergr. 850-fach.

Fig. 4—8. Leber von *Acipenser ruthenus*. Verschiedene Partien des Röhrensystems. Fixation: Sublimat-Pikrinsäure. Färbung: Eisenhämatoxylin-S-Fuchsin. ZEISS, hom. Imm. 2,0, Comp.-Oc. 4,0. Vergr. 850-fach.

Fig. 4. Lebertubulus im Längsschnitt. Man beachte den winklig geknickten Verlauf des Gallenkanälchens und seine Seitenäste. Die Kittleisten sind deutlich gefärbt und von der Fläche als schwarze Linien zu sehen. Bei *c* ein corpusculäres Element unbekannter Bedeutung. Die Leberzellen, mit theils einem, theils 2 Kernen, zeigen gegen das Gallenkanälchen hin eine verdichtete Innenzone. *rf* Radiärfaser.

Fig. 4a und 4b. Lebertubuli im Querschnitt.

Fig. 5. Schaltstück im Längsschnitt. Das Plasma der langgestreckten Pflasterzellen ist eigenthümlich homogen, das Lumen im Allgemeinen sehr eng und nur an Stellen, wo 2 Zellen aneinander grenzen, zipflig ausgezogen, sowie an der Verästelungsstelle erweitert. *c* corpusculäres Element. Die Kittleisten haben sich hier roth gefärbt, sind aber überall deutlich zu erkennen. *mp* Membrana propria.

Fig. 5a und 5b. Schaltstücke im Querschnitt.

Fig. 6. Kleiner Gallengang mit Pflasterepithel im Längsschnitt, aussen umgeben von einer Lymphzellenansammlung. Die Kittleisten als scharfe schwarze Linien zu sehen. Im ziemlich weiten Lumen finden sich zahlreiche ganz kleine Leukocyten. *E* Endothelkern, *mp* Membrana propria.

Fig. 6a. Kleiner Gallengang im Querschnitt.

Fig. 7. Kleiner Gallengang im Längsschnitt. Das Kittleistennetz und die Mikrocentren der Gallengangzellen sind von der Fläche sehr schön zu sehen.

Fig. 8. Grösserer Gallengang mit cubischem Epithel im Querschnitt. Auch hier im Lumen einzelne Leukocyten. *K* die Bindegewebskapsel des Ganges.


1
E
CA
A
L
2 a.
EF
EF
GK
Lg
S
S
Lg
3.
4.
5.
6.
7.
8.
F
L
Lg
CA
5 a
6 a.
4 b.
4 a

Tafel XXXVI.

Tafel XXXVI.

ddl dorsales Darmlumen
dg Dottergang
dsp Darmspirale
ed Enddarm
epds epitheliale Darmspirale
gds Gastroduodenalschlinge
kd Kiemendarm
le Leber
*le*¹ Lobus venae cavae
leg Lebergang
lg Lunge
md Mitteldarm
leg oder *mleg* Pankreas-Lebergang(-Milz)
ng Vornierengang
pad dorsales Pankreas
pam Pankreas-Lebergang
vd Vorderdarm
vdl ventrales Darmlumen

Fig. 1. Reconstruction des Stadiums 40. Im durchsichtig dargestellten ovoiden Dotter nur das dorsale (*ddl*) und ventrale (*vdl*) Darmlumen eingetragen.

„ 2. Reconstruction des Stadiums 43. Der spindelförmige Dotter umschliesst dorsales Darmlumen (*ddl*), dorsale Pankreasanlage (*pad*), einen Theil der Leberanlage (*le*) und eine grosse Anzahl von Dottergängen (*dg*).

„ 3. Reconstruction des Stadiums 46. In dem nunmehr langgestreckten Dotter hat sich eine gemeinsame, centrale Höhle gebildet, die spiralig von einer spaltförmigen Erweiterung („epitheliale Darmspirale“, *epds*) umzogen wird. Ansicht von oben.

„ 4. Dasselbe Modell, Ansicht von unten.

„ 5. Reconstruction des Darmes mit Anhangsorganen im Stadium 46½, Ansicht von oben.

„ 6. Dasselbe Stadium, Ansicht von unten. Die Leberanlage weggelassen.

„ 7. Vorderdarm (*vd*) und der orale Theil des Mitteldarmes desselben Stadiums, von der rechten Seite gesehen.

„ 8. Reconstruction des Darmkanales von *Ceratodus*, Stadium 48, Ansicht von unten. Leberanlage weggelassen.

„ 9. Dasselbe Stadium, Ansicht von oben.

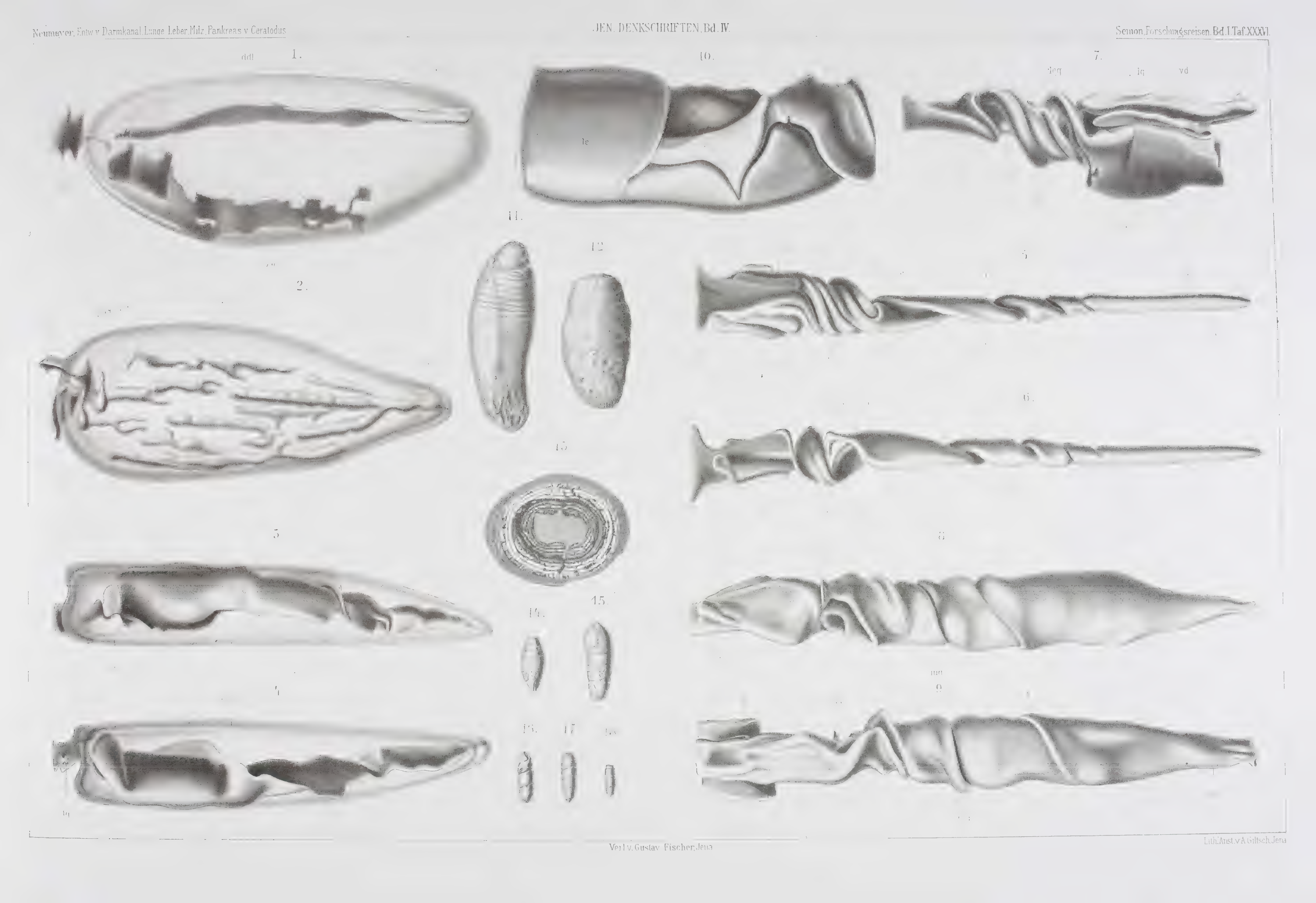
„ 10. Oraler Abschnitt des vorhergehenden Stadiums, von der Ventralseite her gesehen, mit Leber (*le*) und dem Lobus venae cavae (*le*¹) und Lebergang (*leg*).

„ 11 und 12. Koprolithen von *Eryops*. Natürl. Grösse.

„ 13. Schliff durch das Lamellensystem eines Koprolithen von *Eryops*. Natürl. Grösse.

„ 14. Kleiner Koprolith von demselben Typus wie Fig. 11 und 12. Natürl. Grösse.

„ 15, 16, 17 und 18. Koprolithen von *Diplocaulus*. Natürl. Grösse.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.

Tafel XXXVII u. XXXVIII.

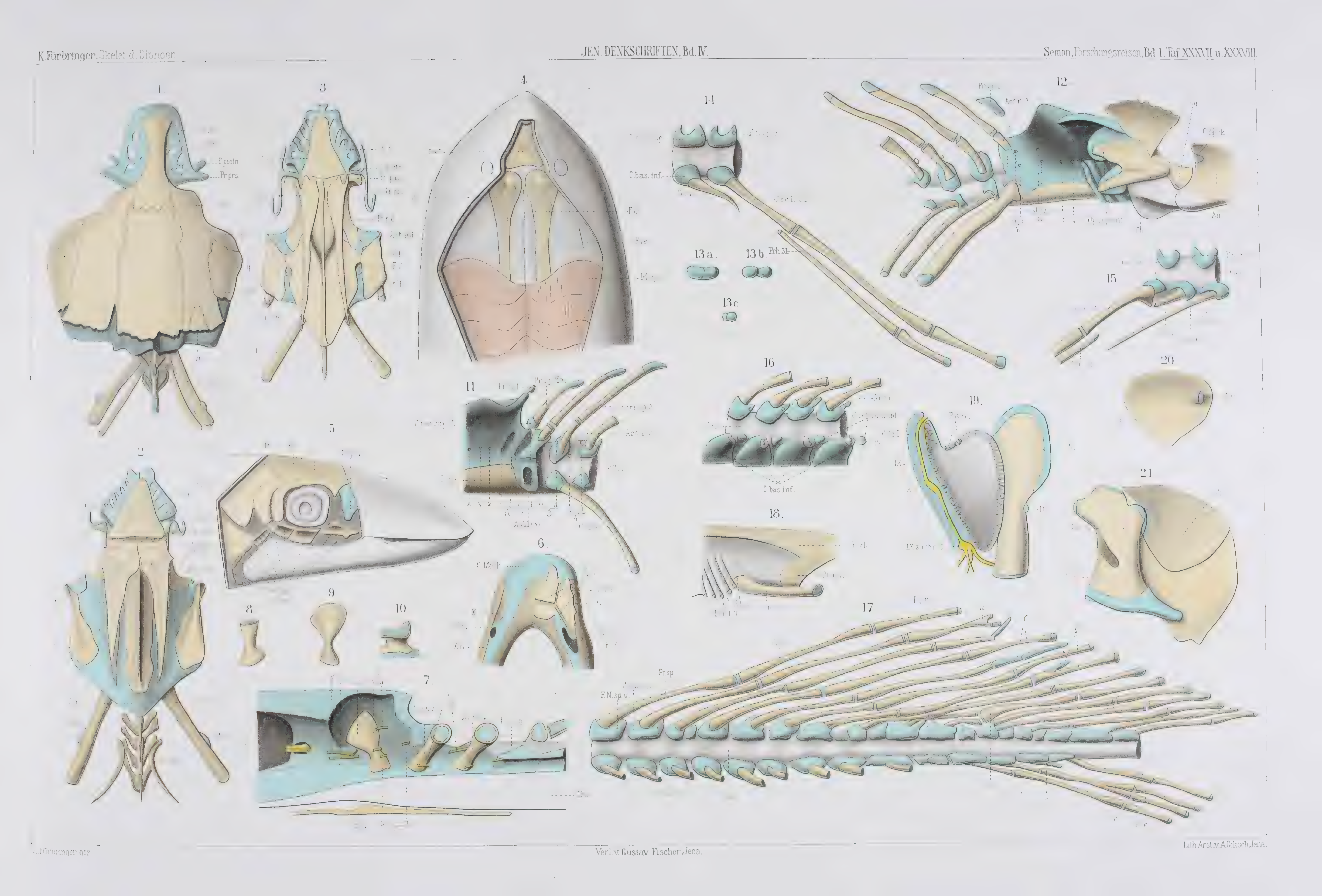
Tafel XXXVII u. XXXVIII.

Figurenbezeichnung.

A.C.1(3) Articulationsstelle der 1. Rippe.
Arc.h. Hämalbogen.
Arc.n. Neuralbogen.
Brb Branchialbogen.
C.bas.inf. unterer Basalknorpel.
C.bas.sup. oberer Basalknorpel.
C.intercal.inf. unterer Intercalarknorpel.
C.intercal.sup. oberer Intercalarknorpel. ? ?
Cebr Ceratobranchiale.
Ch Ceratohyale.
Cho Chorda.
C.Meck. MECKEL'scher Knorpel.
C.n. Nasenknorpel.
Co Rippen.
C.op. Knorpelbelag der Gelenkpfanne des Operculums.
C.postn. Postnasalknorpel.
Fl.st. Flossenstützen.
Fl.tr. Flossenträger.
F.N.sp.v. Austrittsöffnung der ventralen Wurzeln der Spinalnerven.
Fp Frontoparietale.
F.V$_3$ Foramen des dritten Trigeminusastes.
L.l.sup. Ligamentum longitudinale superius.
nas Nasale.
Oc Auge.
Ol Occipitale laterale.
Op Operculum.
Op.inf. Operculum inferius.
Op.sup. Operculum superius.
Oss.c.l. Ossificationen der Sinneskanäle.
Po Postorbitale.
Prh Hämapophyse (Processus haemalis).
Pr.pro. Präorbitalfortsatz.
Pr.sp. Processus spinosus.
Psph Parasphenoid.
Pt.pal. Pterygopalatinum.
Pt.pal.pr.a. Processus ascendens des Pterygopalatinums.
Rkn Reusenknorpel.
S.c.l. Rinne des Lateralkanals.
Sop. Suboperculum.
Spl. innerer Belegknochen der Mandibel (Spleniale?)
Sq Squamosum.
t tegmentaler Theil des Squamosums.
x_v, y_v, z_v } occipitale Nerven, ventrale Wurzeln.
3, *4* } Nervi spinales s. str. 1 und 2, Spinooccipitale Nerven 6 und 7 bei *Ceratodus*
IX Nervus glossopharyngeus.
IX subbr.G. Glossopharyngeus, Subbranchialganglion.

Fig. 1. Schädeldach des *Ceratodus forsteri.* Vergr. 3 : 4. π gesonderte Ossification, den Hinterrand des Supraorbitale deckend.
„ 2. Dorsalansicht des Schädels von *Protopterus.* Vergr. 1 : 1.
„ 3. Dorsalansicht des Schädels von *Lepidosiren paradoxa* nach BRIDGE.
„ 4. *Protopterus annectens.* Verhalten der dorsalen Rumpfmuskulatur und ihrer Fascien zu den Knochen des Schädeldaches. Vergr. 1 : 1. *Fas* Fascien. *M.sp.* Musculus spinalis. Die punktirte Linie giebt den Hinterrand des vom Musculus spinalis überdeckten Musc. adductor mandibulae an.
„ 5. Seitliche Ansicht des *Ceratodus*-Kopfes. Haut und Bindegewebe theilweise weggenommen, um die Sinneskanalverknöcherungen in situ zu zeigen. Vergr. ca. 3 : 5.
„ 6. *Ceratodus.* Vorderer Theil des Unterkiefers. Ventralansicht. *x* derjenige Theil des äusseren Belegknochens des MECKEL'schen Knorpels, der vom Submandibulare überdeckt wird. Das Submandibulare ist auf der rechten Seite des Unterkiefers weggenommen.
„ 7. Sagittalschnitt durch das *Ceratodus*-Cranium. Der die Neuralbogen medial umgebende Knorpel wurde hinweggenommen, um die Lage der Spinalnerven zu den Bogen sichtbar zu machen. Bei der Zahlenbezeichnung der Metamere wurde das Occipitale laterale hier wie in allen folgenden Figuren als 1. bezeichnet.
„ 8. Isolirtes „Occipitale laterale" von *Ceratodus.*
„ 9. Desgl. abweichende Form; die punktirten Linien sollen die Dicke des Knochens veranschaulichen.
„ 10. Occipitale laterale der linken Kopfhälfte von *Lepidosiren*, isolirt. Medialansicht.
„ 11. *Ceratodus.* Seitenansicht des Occipitalabschnittes des Cranium.
„ 12. Desgl., mit anschliessender Wirbelsäule. Die Knochen des Schädeldaches sind vom tegmentalen Theil des Squamosum gelöst.
„ 13. a Fläche der Kopfrippe von *Ceratodus*, mit der sie am Cranium sitzt. b Gelenkfläche der Kopfrippe von *Protopterus.* c Gelenkfläche der Kopfrippe von *Lepidosiren.*
„ 14. Beginn der Schwanzwirbelsäule des *Ceratodus.* Linke Seitenansicht.
„ 15. Desgl. rechte Seitenansicht.
„ 16. *Ceratodus*, Stück der Rumpfwirbelsäule mit Intercalaria. Proc. spinosi nicht dargestellt, von Rippen nur proximalster Theil.
„ 17. Theil der Schwanzwirbelsäule und der unpaaren Flossen. α, β gegabelte Flossenträger (Concrescenz?). γ gegliederter Träger ohne Knochenhülse. δ eine Flossenstütze, auf 2 Processus spinosi ruhend. ε concrescirte Hämalstützen. ζ Hamalbogen, der zur caudalen der concrescirten Hämapophysen gehörte. η Flossenstütze, die direct an den Basalknorpel tritt. Ob der als C. interc. sup. bezeichnete Knorpel ein Intercalarknorpel ist, erscheint sehr fraglich, weit wahrscheinlicher kam ihm einst auch ein Pr. spinosus zu. Ueberhaupt erscheint die Deutung der oberen Intercalarknorpel nicht so gesichert wie die der unteren.
„ 18. *Protopterus.* Lage der Kiemenbogen zum Hyoid.
„ 19. *Ceratodus.* Hyoid und 1. Kiemenbogen. Ventralansicht. *x* die auf Fig. 44 abgebildete Einschaltung in den Verlauf des R. posttrematicus.
„ 20. Operculum von *Polypterus bichir.* Mediale Fläche.
„ 21. Hyomandibulare und Operculum nebst Suboperculum von *Lepidosteus osseus.* Medialansicht.

Die Figuren wurden meist in natürlicher Grösse ausgeführt; wo dies nicht der Fall ist, wurde es besonders vermerkt. Der Knorpel wurde durch einen blaugrünen, der Knochen durch einen braungelben, der Muskel durch einen rothbraunen und der Nerv durch einen gelben Ton angedeutet.


1.
C.postn
Pr.pro.
3
4
14
13 a.
13 b.
Prh.31
13 c
C.bas.inf.
12
C.Hyok.
15
16
C.bas.inf.
20
11
5
2
19.
IX.
IX & ebr.
21
18.
6.
C.Meck.
8
9
10
7.
17
Pr.sp
F.N.sp.v.

Tafel XXXIX.

Tafel XXXIX.

Figurenbezeichnung.

An äusserer Belegknochen der Mandibel (Angulare?).
Arc.h. Hämalbogen.
Arc.n. Neuralbogen.
Brb Branchialbogen.
C.bas.inf. unterer Basalknorpel.
C.bas.sub. oberer Basalknorpel.
C.intercal.inf. unterer Intercalarknorpel.
Cebr Ceratobranchiale.
Cho Chorda.
C.n. Nasenknorpel.
Co Rippen.
C.param. Paramandibularknorpel.
C.postn. Postnasalknorpel.
C.subn Subnasalknorpel.
D.v. Vomerzähne.
Epbr Epibranchialia.
Fl.st. Flossenstützen.
Fl.tr. Flossenträger.
L.l.sup. Ligamentum longitudinale superius.
Phbr? Pharyngobranchiale?
Prh Hämapophyse (Processus haemalis).
Pr.pro. Präorbitalfortsatz.
Pr.sp. Processus spinosus.
Psph Parasphenoid.
Pt.pal. Pterygopalatinum.
Pt.pal.pr.a. Processus ascendens des Pterygopalatinums.
So.pr.d. Processus descendens des Supraorbitale.
Spl innerer Belegknochen der Mandibel (Spleniale?)

Fig. 22. *Ceratodus.* Ende des Rumpfes, Beginn des Schwanzes.

„ 23. Die „Kopfrippe" von *Protopterus* und ihre Umgebung. Vor der Kopfrippe ist deutlich noch ein Rippenrudiment zu erkennen. *Lev. co* Levator und Adductor der Kopfrippe. Vergr. ca. $1^1/_2 : 1$.

„ 24. *Ceratodus.* Beginn der Wirbelsäule. Ventralansicht.

„ 25. *Ceratodus.* Beginn der Schwanzwirbelsäule. Ventralansicht.

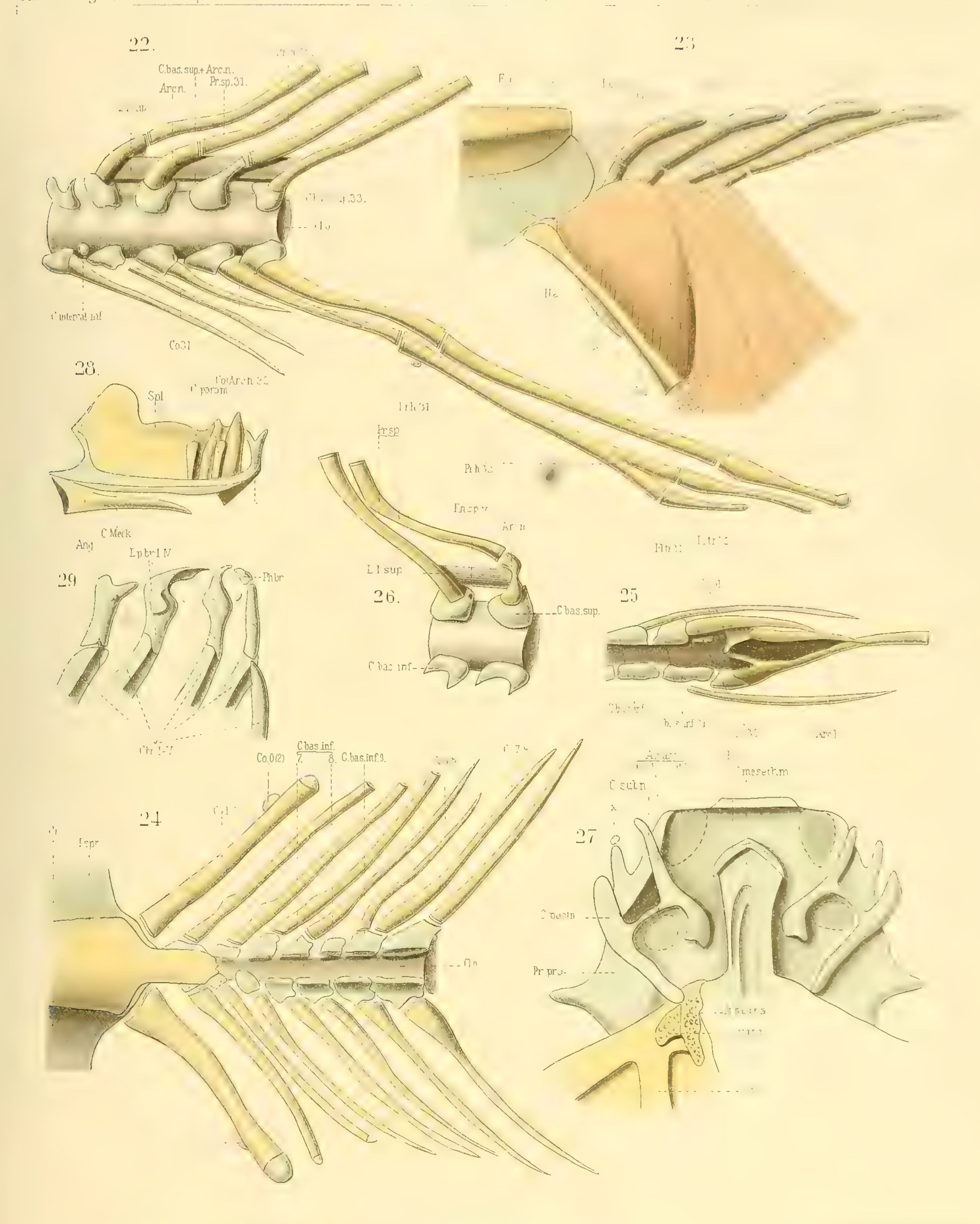
„ 26. *Ceratodus.* Stelle der Rumpfwirbelsäule, an der Gliederung in Neuralbogen und Proc. spinosus beginnt. Flossenstützen etc. und Rippen nicht dargestellt.

„ 27. *Ceratodus.* Ventralansicht des vorderen Theiles des Cranium. Die Pterygopalatina zum grössten Theil entfernt. Die Form der Nasenöffnungen in Form punktirter Linien auf das Nasendach projicirt. π Knorpel, der wohl als Rest einer Verbindung des Subnasalknorpels mit Nasendach anzusehen ist.

„ 28. *Protopterus annectens.* Unterkiefer. Der äussere Belegknochen abgelöst und heruntergeklappt, so dass seine mediale Fläche sichtbar ist.

„ 29. *Ceratodus.* Proximaler Abschnitt des Kiemenskelets.

Die Figuren wurden meist in natürlicher Grösse ausgeführt; wo dies nicht der Fall ist, wurde es besonders vermerkt. Der Knorpel wurde durch einen blaugrünen, der Knochen durch einen braungelben, der Muskel durch einen rothbraunen und der Nerv durch einen gelben Ton angedeutet.


22.
C.bas.sup.+Arc.n.
Arc.n.
Pr.sp.31.
Co31
23
28.
Spl
C.Meck.
Ang
29
Ph.br
26.
L.l.sup.
C.bas.sup.
C.bas.inf.
25
24
Co.0(2)
C.bas.inf.
7.
8.
C.bas.inf.9.
27
C.ethm

Tafel XL u. XLI.

Tafel XL u. XLI.

Figurenbezeichnung.

An äusserer Belegknochen der Mandibel (Angulare?).
An.c.mand. Anastomose der beiderseitigen Mandibularkanäle.
An1 Anastomose zwischen Labial- und Mandibularkanal.
Brb Branchialbogen.
C.Cr. Schädelhöhle.
Ce Gehirn.
Ch Ceratohyale.
C.l.lab. labialer Sinneskanal.
C.l.mand. mandibularer Sinneskanal.
C.l.suborb. suborbitaler Sinneskanal.
C.Meck MECKEL'scher Knorpel.
Cr Primordialcranium.
D.spl. Zähne des (Spleniale?) inneren Belegknochens der Mandibel.
D.v. Vomerzähne.
D.x. Zahnanlagen x SEMON's am jungen *Ceratodus.*
Ep Epithel.
Epbr. Epibranchialia.
F.c.l. Loch der Schuppen für den Lateralkanal.
Gk Gehörkapsel.
G.n.sp.a. b. c (3) 4 d. Ganglien der occipitospinalen Nerven a, b, c und des spinalen (3) 4.
G.X.lat. Lateralisganglion des Vagus.
Hm Hyomandibulare.
Hm? Hyomandibulare HUXLEY's.
Hr Hyoidradien.
Kh Kiemenhöhle.
Kie Kiemen.
M.add.md. M. adductor mandibulae.
M.co.br. M. coracobranchialis.
M.interbr. M. interbranchialis.
M.lev.arc.br. M. levator arcuum branchialium.
M.op. Opercularmuskel.
Oc Auge.
Op Operculum.
Op.inf. Operculum inferius.
Op.sup. Operculum superius.
Oss.c.l. Ossificationen der Sinneskanäle.
P Poren der Sinneskanäle.
Qu Quadratknorpel.
Rkn Reusenknorpel.
S.c.l. Rinne des Lateralkanals.
Sk Sinneskanal.
Sk.p.per. periphere Theile der Sinneskanäle.
Spl innerer Belegknochen der Mandibel (Spleniale?).
S.vas. Gefässfurchen.
3 } Nervi spinales s. str. 1 und 2, Spinooccipitale
4 } Nerven 6 und 7 bei *Ceratodus.*
V Nervus trigeminus.
V_3 dritter Ast des Trigeminus.
VII Nervus facialis.
VII r.pal. Facialis, Ramus palatinus.
VII_1 Ast zum M. cranioopercularis (*Protopterus* VII_1).
VII_2 R. hyoideus (*Protopterus* VII_2).
VII_3 Ast zum M. intermandibularis (*Protopterus* VII_3).
VII_3a Ast zum subopercularen Theil des Opercularmuskels.
VII_3b Ast zum M. interopercularis.
VII_4 R. mandibularis internus (*Protopterus* VII_4).
VII_5 R. mandibularis externus (*Protopterus* VII_5).
IX Nervus glossopharyngeus.
IX r.h. Glossopharyngeus, Ramus hyoideus.
IX G. Ganglion des N. IX.
IX r.lat. Glossopharyngeus, Lateralisportion.
IXr.posttr. Glossopharyngeus, Ramus posttrematicus.
X Nervus vagus.
X G. Vagusganglion.
X r.intest. Vagus, Ramus intestinalis.
X Rr.praetr. Vagus, Rami praetrematici.
X Rr.posttr. Vagus, Rami posttrematici.

Fig. 30. *Ceratodus forsteri.* Vertheilung der Sinneskanäle auf der ventralen Seite des Kopfes. Die Sinneskanäle, die, von der Haut verdeckt, nicht sichtbar sind, wurden auf der rechten Kopfhälfte eingezeichnet. Auf der linken wurde die Mandibula theilweise freigelegt, um die Beziehungen der Sinneskanäle zum Submandibulare zu veranschaulichen.

„ 31. *Ceratodus.* a Beginnende Verwachsung der beiden grossen Kopfschuppen. Ventralansicht. Bei π Einlagerung von Quarzkörnchen. b Die Schuppen sind auf der punktirten Strecke fest verwachsen.

„ 32. *Ceratodus.* Schuppe aus Kopfregion. Dorsalansicht. Vergr. 3 : 4. Rinnen der Sinneskanäle.

„ 33. Desgl. Bei *i* bringt der Sinneskanal einen tiefen Einschnitt hervor. Vergr. 3 : 4.

„ 34. Verschiedene Stadien der Gabelung des peripheren Sinneskanalsystems von *Ceratodus.*

„ 35. Die Sinnesporen vergrössert, neben ihnen noch kleinere. Vergr. ca. 5 : 1.

„ 36. Frontalschnitt durch jungen *Protopterus* von 5,5 cm. a Uebersichtsbild. Vergr. ca. 7,3 : 1. b Ein Theil stärker vergrössert.

„ 37. *Ceratodus,* 18 mm Länge (Stadium 48 SEMON's), annähernder Sagittalschnitt durch Vomerzähne gehend. *D.x* Zahnanlagen, aus denen nach SEMON das Submandibulare (Dentale) hervorgehen soll. Vergr. $30^1/_2$: 1.

„ 38. *Ceratodus.* Branchialnerven des Nervus IX und X. Der Vagus lateralis sammt seinem Ganglion wurde entfernt.

„ 39. *Ceratodus.* 2. Branchialbogen mit seiner Muskulatur im Verband mit Cranium. Ventralansicht.

„ 40. Hyoidbogen und 1. Kiemenbogen von *Protopterus.*

„ 41. *Ceratodus.* Rechter Hyoidbogen mit Opercularapparat noch im Verband mit Cranium. Medioventralansicht.

„ 42. *Ceratodus.* Kiemendeckel und Kiefergegend. Von der Seite und hinten. Der cranio-operculare Muskel wurde durchschnitten und der Kiemendeckelapparat nach unten geklappt, so dass er jetzt von seiner medialen Seite zu sehen ist, die Kiemenhöhle wurde dadurch eröffnet. Der äussere Belegknochen des Unterkiefers wurde aufgemeisselt, um die Facialis-Trigeminusanastomose sichtbar zu machen.

„ 43. *Ceratodus.* Sagittalschnitte durch SEMON's Stadium 48 von 18 mm Länge. a Der Schnitt geht ziemlich weit von der Mediane entfernt durch den distalen Theil des Hyomandibulare. Vergr. 30,5 : 1. b Schnitt der Mediane mehr genähert als Schnitt a, zeigt den Ansatz des Hyomandibulare ans Cranium. Vergr. 22 : 1.

„ 44. *Ceratodus.* Einschaltung in einen R. posttrematicus vagi. Vergr. 10 : 1. Meist ist der Mittelschenkel der Flexur breiter.

Die Figuren wurden meist in natürlicher Grösse ausgeführt; wo dies nicht der Fall ist, wurde es besonders vermerkt. Der Knorpel wurde durch einen blaugrünen, der Knochen durch einen braungelben, der Muskel durch einen rothbraunen und der Nerv durch einen gelben Ton angedeutet.


30.
31a.
32.
33.
40.
41.
34.
35.
43a.
42.
31b.
36a.
36b.
37.
38.
39.
44.
43.

DENKSCHRIFTEN

DER

MEDICINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT

ZU

JENA.

VIERTER BAND.

RICHARD SEMON, ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN
IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

ERSTER BAND: CERATODUS.

IV. LIEFERUNG.

MIT 7 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 96 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1904.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2492

Des ganzen Werkes Lieferung 24.

ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

MIT UNTERSTÜTZUNG DES HERRN

DR. PAUL VON RITTER

AUSGEFÜHRT IN DEN JAHREN 1891—1893

VON

PROF. DR. RICHARD SEMON.

ERSTER BAND: CERATODUS.

V. LIEFERUNG.

Robert Bing und Rudolf Burckhardt, Das Centralnervensystem von Ceratodus forsteri. — Ivar Broman, Ueber die Entwickelung der Mesenterien, der Leberligamente und der Leberform bei den Lungenfischen. — E. H. Gregory, Die Entwickelung der Kopfhöhlen und des Kopfmesoderms bei Ceratodus forsteri.

MIT 2 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 112 ABBILDUNGEN IM TEXT.

TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1905.

Semon, Dr. Richard, Professor, **Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel.** Mit Unterstützung des Herrn Dr. Paul von Ritter ausgeführt in den Jahren 1891—93 von Prof. Dr. Richard Semon. (Denkschr. der mediz.-naturwissenschaftl. Gesellschaft zu Jena.)

Bisher erschienen.

Erster Band: **Ceratodus.** 4 Lieferungen. Mit 24 lithogr. Tafeln und 105 Abbildungen im Text. 1894, 1898, 1901. Preis: 118 Mark.

Inhalt: Ernst Haeckel, Systematische Einleitung: Zur Phylogenie der Australischen Fauna. — Richard Semon, Reisebericht und Plan des Werkes. — Richard Semon, Verbreitung, Lebensverhältnisse des Ceratodus Forsteri. — Richard Semon, Die äussere Entwickelung des Ceratodus Forsteri. — Baldwin Spencer, Der Bau der Lungen von Ceratodus und Protopterus. — Richard Semon, Die Entwickelung der paarigen Flossen von Ceratodus Forsteri. — Richard Semon, Die Zahnentwickelung des Ceratodus Forsteri. — Hermann Braus, Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. — Richard Semon, Die Furchung und Entwickelung der Keimblätter bei Ceratodus Forsteri. — Hans Bluntschli, Der feinere Bau der Leber von Ceratodus forsteri, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Histologie der Fischleber. — L. Neumayer, Die Entwickelung des Darmkanales, von Lunge, Leber, Milz und Pankreas bei Ceratodus Forsteri. — Karl Fürbringer, Beiträge zur Morphologie des Skeletes der Dipnoer nebst Bemerkungen über Pleuracanthiden, Holocephalen und Squaliden.

Zweiter Band: **Monotremen und Marsupialier.** 5 Lieferungen (vollständig). Mit 39 lithogr Tafeln und 90 Abbildungen im Text. 1895, 1896, 1897. Preis: 97 Mark.

Inhalt: Richard Semon, Beobachtungen über die Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen nebst Notizen über ihre Körpertemperatur. — Richard Semon, Die Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier. — Richard Semon, Zur Entwickelungsgeschichte der Monotremen. — Georg Ruge, Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparate. — Hermann Klaatsch, Studien zur Geschichte der Mammarorgane. I. Teil: Die Taschen- und Beutelbildungen am Drüsenfeld der Monotremen. — F. Hochstetter, Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Blutgefässsystems der Monotremen. — Albert Narath, Die Entwickelung der Lunge von Echidna aculeata. — Albert Oppel, Ueber den Magen der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica. — Hermann Braus, Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbeltiere. — C. Emery, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Morphologie des Hand- und Fussskeletts der Marsupialier. — Albert Oppel, Ueber den Darm der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica.

Dritter Band: **Monotremen und Marsupialier II. 1. Teil.** 4 Lieferungen. Mit 32 lithogr. Tafeln und 236 Abbildungen im Text. 1897, 1898, 1899, 1901. Preis: 111 Mark.

Inhalt: Th. Ziehen, Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. I. Teil: Makroskopische Anatomie. — Fritz Römer, Studien über das Integument der Säugetiere. II. Das Integument der Monotremen. — Theodor Dependorf, Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Marsupialier. — F. Maurer, Schilddrüse, Thymus und sonstige Schlundspaltenderivate bei Echidna und ihre Beziehungen zu den gleichen Organen bei anderen Wirbeltieren. — Otto Seydel, Ueber Entwickelungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbeltiere. — Ernst Göppert, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. — Alfred Denker, Zur Anatomie des Gehörorgans der Monotremata. — C. Emery, Hand und Fussskelett von Echidna hystrix. — Th. Ziehen, Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. Ein Beitrag zur vergleichenden makroskopischen und mikroskopischen Anatomie und zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Wirbeltiergehirns. — J. F. van Bemmelen, Der Schädelbau der Monotremen.

Dritter Band: **Monotremen und Marsupialier II. 2. Teil.** 1 Lieferung. Mit 36 lithogr. Tafeln und 162 Abbildungen im Text. 1904. Preis: 80 Mark.

Vierter Band: **Morphologie verschiedener Wirbeltiere.** 3 Lieferungen. Mit 14 lithogr. Tafeln und 50 Abbildungen im Text. 1897, 1899, 1901. Preis: 48 Mark.

Inhalt: W. Kükenthal, Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen. — H. Eggeling, Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. I. Mitteilung: Die ausgebildeten Mammardrüsen der Monotremen und die Milchdrüsen der Edentaten nebst Beobachtungen über die Speicheldrüsen der letzteren. — Albert Oppel, Ueber die Zunge der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica. — H. Eggeling, Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. II. Die Entwickelung der Mammardrüsen, Entwickelung und Bau der übrigen Hautdrüsen der Monotremen. — Wolff v. Gössnitz, Beitrag zur Diaphragmafrage.

Fünfter Band: **Systematik, Tiergeographie, Anatomie wirbelloser Tiere.** 6 Lieferungen. Mit 67 lithogr. Tafeln und 19 Abbildungen im Text. 1894, 1895, 1896, 1898, 1900, 1903. Preis: 148 Mark 40 Pf.

Inhalt: A. Ortmann, Crustaceen. — E. v. Martens, Mollusken. — W. Michaelsen, Lumbriciden. — C. Ph. Sluiter, Holothurien. — O. Boettger, Lurche (Batrachia). — O. Boettger, Schlangen. — J. Th. Oudemans, Eidechsen und Schildkröten. — A. Reichenow, Liste der Vögel. — F. Römer, Monotremata und Marsupialia. — C. Ph. Sluiter, Tunicaten. — B. Haller, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von Nautilus pompilius. — Arnold Pagenstecher, Lepidoptera Heterocera. — Max Fürbringer, Lepidoptera Rhopalocera. — Max Weber, Fische von Ambon, Java, Thursday Island, dem Burnett-Fluss und von der Süd-Küste von Neu-Guinea. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Ophiuroidea. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Asteroidea. — C. Ph. Sluiter, Nachtrag zu den Tunicaten. — Marianne Plehn, Polycladen von Ambon. — W. Fischer, Gephyreen. — E. Simon, Liste der Arachniden der Semon'schen Sammlung in Australien und dem Malayischen Archipel. — J. C. H. de Meijere, Die Dipteren der Semon'schen Sammlung. — F. Zschokke, Die Cestoden der Marsupialia und Monotremata. — L. L. Breitfuss, Amphoriscus semoni, ein neuer heterocöler Kalkschwamm. — Casimir R. Kwietniewski, Actiniaria von Ambon und Thursday Island. — Eugen Burchardt, Alcyonaceen von Thursday Island (Torres-Strasse) und von Amboina. — L. S. Schultze, Rhizostomen von Ambon. — v. Linstow, Nemathelminthen. Von Herrn Richard Semon in Australien gesammelt. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Crinoidea. — L. Döderlein, Ueber einige epizoisch lebende Ophiuroidea. — L. Döderlein, Ueber „Krystallkörper". bei Seesternen und über die Wachstumserscheinungen und Verwandtschaftsbeziehungen von Goniodiscus sebae. — Carl Graf Attems, Myriopoden. — W. Weltner, Süsswasser-Schwämme. — Ernst Schulz, Die Hornschwämme von Thursday Island und Amboina. — Oswald Kieschnick, Kieselschwämme von Amboina. —

Fortsetzung auf Seite 3 des Umschlags.

1905

Das Centralnervensystem von Ceratodus forsteri.

Von

Dr. Robert Bing und Prof. Rudolf Burckhardt.

Mit Tafel XLII und 36 theilweise farbigen Figuren im Text.

Herrn Professor Ludwig Edinger

in dankbarer Verehrung

Die Verfasser.

Vorbemerkungen.

Zu Beginn des Jahres 1903 übergab, im Einverständniss mit Herrn Prof. RICHARD SEMON, Herr Geh. Hofrath MAX FÜRBRINGER, Director der Anatomie in Heidelberg, dem einen von uns die Materialien, welche Herr Prof. SEMON auf seiner Reise nach Australien speciell für die Zwecke der Bearbeitung des Gehirns von *Ceratodus forsteri* vorbereitet hatte. Sie bestanden in 2 Köpfen mit eröffneter Schädelhöhle, welche in Alkohol conservirt waren, und 3 in MÜLLER'scher Flüssigkeit conservirten Einzelgehirnen erwachsener Individuen von ca. 60—80 cm Länge.

Eine Theilung der vorliegenden Aufgabe ergab sich schon aus dem Stoffe. Die peripheren Nerven zu bearbeiten, lag nicht in unserer Aufgabe. Für das Centralnervensystem handelte es sich aber um zweierlei: einmal um eine möglichst sorgfältige anatomische und histologische Beschreibung des Gehirns selbst; zweitens aber um die Werthung dieses Organs im Zusammenhang mit den übrigen Organsystemen einerseits und den Gehirnen verwandter Formen anderseits. In diese Aufgabe theilten wir uns so, dass der eine von uns die Bearbeitung des anatomisch-histologischen Theiles, der andere die des zoologisch-systematischen übernahm.

Herr Prof. SEMON überliess uns in freundlichster Weise Schnittserien und Ganzexemplare des embryonalen *Ceratodus*-Gehirns, die wir nachfolgend ebenfalls berücksichtigen werden.

Wir sprechen an dieser Stelle den Herren Geh. Rath FÜRBRINGER und Prof. SEMON den verbindlichsten Dank aus für die uns anvertraute Aufgabe, sowie für ihre Unterstützung mit Rath und That.

Erster Theil.

Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Gehirns von Ceratodus forsteri.

Von Dr. **Robert Bing.**

I. Einleitung.

Die Aufgabe, Bau und Organogenie des *Ceratodus*-Gehirns zu studiren, ist um so interessanter, als die bisherigen Mittheilungen über das Centralnervensystem gerade dieses Dipnoers sehr spärlich sind, ihre Ergebnisse lückenhaft und zum Theil auch einander widersprechend. Es haben eben alle früheren Untersucher sich mit mangelhaftem oder schlecht conservirtem Material behelfen müssen.

GÜNTHER, dem wir ja die ersten eingehenden Arbeiten über *Ceratodus*[1]) verdanken, erhielt die ihm überwiesenen Fische mit herausgenommenem Gehirne, glaubte sich jedoch nach der Beschaffenheit der Schädelhöhle zum Schlusse berechtigt, dass ihr Contentum dem Gehirne der dipneumonen Dipnoer sehr ähnlich sein müsse.

HUXLEY[2]) erhielt als erster *Ceratodus*-Gehirne zur Untersuchung, zwar, wie er selbst beklagt, in

1) A. GÜNTHER, Description of *Ceratodus,* a genus of Ganoïd Fishes, recently discovered in rivers of Queensland, Australia. Proc. of the Roy. Soc., 1871, No. 427. — Ders., *Ceratodus* und seine Stelle im System. Arch. f. Naturg., Bd. XXXVII, 1871.

2) T. H. HUXLEY, Contributions to morphology. Ichthyopsida. No. 1. On *Ceratodus forsteri.* Proc. Zool. Soc., 1876, p. 24.

äusserst schlechtem Zustande, doch immerhin so weit conservirt, dass er eine knappe Beschreibung des Organes nebst einigen Skizzen liefern konnte.

Vorerst fand er, dass das Gehirn jenes Dipnoers das Schädelcavum nicht völlig ausfülle, sondern dass zwischen Cerebrum und Schädelwand vielfach ein von eigenthümlichem reticulären Gewebe erfüllter freier Raum sich vorfinde. Von der äusseren Configuration des Gehirns selbst giebt er folgende Beschreibung:

Die Medulla oblongata ist sehr schlank und erweitert sich erst in der Gegend des 4. Ventrikels. Ueber letzteren spannt sich eine Tela vasculosa mit leichter medianer Einziehung und oralwärts zu beiden Seiten des Cerebellum ausgezogenem vorderen Abschlusse. Das Kleinhirn ist nur schwach entwickelt. Vor ihm liegt das Mittelhirn, als rundliche Prominenz mit angedeuteter Mediantrennung in zwei Lobi optici. Das Thalamencephalon geht nach unten ins Infundibulum über, an welchem eine grosse, in eine Sella turcica eingesenkte Hypophyse sitzt.

Auf der Dorsalseite geht das Zwischenhirn in ein herzförmiges Gebilde über, welches Huxley für die Epiphyse hält (statt für das Epiphysenpolster), und dessen Spitze er mit einer Grube des knorpeligen Schädeldaches durch ein gefässreiches Gewebe verbunden sah.

Die Vorderhirnhemisphären sind ovale Gebilde, die dorsal in der Mittellinie von einem breiten und dicken Streifen von Tela vasculosa überdeckt sind. Rostralwärts gehen vom Prosencephalon die Lobi olfactorii aus, die sich nach vorn allmählich verbreitern und durch den Mesethmoidknorpel getrennt sind; sie reichen bis an die Riechkapseln heran.

Ueber Fehlen oder Vorhandensein eines äusserlich sichtbaren Chiasmas konnte sich Huxley nicht aussprechen.

In den caudalen Theilen des Gehirns findet Huxley eine sehr geräumige centrale Höhle, deren Trennung in einen 4. und 3. Ventrikel nur durch leichte Einziehungen der Gehirnwandungen angedeutet ist. Die weite Höhlung des Vorderhirns ist zum Theil in 2 einzelne Ventrikel gesondert, und zwar durch ein ventrales sich als Einfaltung der Gehirnwand darstellendes Septum. Jeder dieser Ventrikel setzt sich in die geräumige Höhlung des Lobus olfactorius fort.

Den Oculomotorius fand Huxley, den Trochlearis und den Abducens konnte er nicht entdecken; dem Trigeminus weist er eine dicke, cylindrische, gemeinsame Wurzel zu, ebenso dem Acustico-facialis. Die Ursprungsfasern des Glossopharyngeus und Vagus sollen 3 Bündel bilden, welche, am hinteren Ende des Velum medullare entspringend, schräg caudalwärts zu ihrem Austritte gelangen.

Die erste ausführlichere Darstellung des *Ceratodus*-Gehirns stammt von Beauregard[1]), der das seltene Object durch Pouchet zur Beschreibung erhielt. Es liegen ihr 2 in Alkohol conservirte Exemplare zu Grunde. Immerhin hatte diese Conservirung das Material so brüchig gemacht, dass Beauregard von einer Zerlegung in Schnitte absehen musste.

Im Vergleich zu den übrigen Dipnoer-Gehirnen, denen dasjenige von *Ceratodus* ähnlich sei, hebt der Autor einige wichtige Besonderheiten hervor. Umgeben von Bindegewebe und Blutgefässen, fülle das Gehirn die Schädelhöhle vollständig aus. Während bei den Dipneumonen das Rhinencephalon nicht deutlich vom übrigen Vorderhirn abgesetzt sei, seien die Lobi olfactorii von *Ceratodus* völlig gesondert und als längsovale Körper durch einen Stiel mit dem Vorderhirne verbunden, der, selbst hohl, auch den Ventrikel des Riechlappens mit dem Vorderhirnventrikel verbinde. Der Stiel münde in einer grossen Wölbung des Vorderhirns, die an ähnliche Bildungen bei Selachiern erinnere — immerhin mit dem Unterschiede, dass sie hier die ganze Oberfläche des Vorderhirns in Anspruch nehme. Mit dem oralen Ende erreichen die Lobi olfactorii beinahe die Riechschleimhaut. Ein weiterer Unterschied bestehe in dem grösseren Breitendurch-

1) H. Beauregard, Encéphale et nerfs crâniens du *Ceratodus forsteri*. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 1881.

messer des Vorderhirns bei *Ceratodus* im Vergleich zu den Dipneumonen. Die beiden Hemisphären seien durch eine ventral einschneidende mediane Spalte bis auf ihre dorsalste Partie von einander geschieden — im Gegensatze zu *Lepidosiren*, bei dem Hyrtl [1]) ihre Vereinigung constatirte. Bei *Protopterus* dagegen sei die Trennung eine vollständige, auch die dorsalen Partien betreffende.

Wie die übrigen Dipneumonen-Gehirne dehne sich auch das Cerebrum von *Ceratodus* in dorsoventraler Richtung stark aus und dominire daher mit seiner Masse das übrige Gehirn.

Das Zwischenhirn gleiche bei bedeutender Entfaltung der Hypophyse dem des *Protopterus* und des *Lepidosiren*. Die Decke des 3. Ventrikels enthalte ein herzförmiges Körperchen eingelagert, das wahrscheinlich der Epiphyse entspreche. Lobi inferiores fehlen. Das Mittelhirn sei sehr schwach entwickelt und insofern von dem von *Protopterus* verschieden, als es bei letzterem unpaar, bei *Ceratodus* rundlich und in der Mitte durch eine Furche getrennt sei. Das Hinterhirn sei beträchtlich und werde durch einen unpaaren, hohlen Abschnitt gebildet, der sich durch eine Querfurche vom Mittelhirn absetze. Auch der hinter diesem Abschnitt gelegene Theil, der die vordere Wand der Rautengrube begrenze, sei stattlich emporgewölbt, der Eingang zur Rautengrube eng.

Im Verhalten der Lobi olfactorii und des Kleinhirnes sieht Beauregard die wichtigsten Unterschiede vom Gehirne der übrigen Dipnoer, während es anderseits an mannigfachen Uebereinstimmungen nicht fehle. Vom Standpunkte der Gehirnentwickelung würde er den *Ceratodus* zwischen die übrigen Dipnoer und die Selachier einreihen.

Ueber die Hirnnerven konnte der Autor Folgendes eruiren: Der Olfactorius entspringt direct aus dem Riechlappen und löst sich beim Eintritt in die Nasenschleimhaut in zahlreiche Verästelungen auf. Die Optici sind von beträchtlichem Volumen. Ein äusserliches Chiasma existirt nicht. Einen Oculomotorius konnte Beauregard beobachten, einen Trochlearis nicht. Der Trigeminus, der stark entwickelt, wird in seinem Verlauf eingehend beschrieben. Dahinter folgt der Acustico-facialis, mit einer vorderen facialen und einer hinteren akustischen Doppelwurzel. Der Vagus entspringt mit wenigstens 5 Wurzeln. Auch deutet Beauregard eine derselben als Glossopharyngeus. Zwei Wurzeln treten zum Hypoglossus zusammen. Im Allgemeinen entspricht die Beschaffenheit der Nerven von *Ceratodus* der bei den übrigen Dipnoern.

Wilder [2]) konnte etwas später an Hand dreier gut conservirter *Ceratodus*-Gehirne einige, allerdings recht kurz ausgefallene Mittheilungen über deren Structur veröffentlichen. Er hebt die Uebereinstimmung mit *Protopterus* [nach Fulliquet's [3]) Beschreibung] hervor, die sich im Bau des Prosencephalons kundgebe. Dieses besteht nämlich aus 2 breiten Hemisphären, deren Höhlungen (Seitenventrikel, Procoele) durch eine relativ schmale Aula verbunden sind, ähnlich wie bei den Amphibien und höheren Vertebraten. Im Gegensatze zu *Protopterus* erstreckt sich dagegen zwischen den dorsalen Theilen der Hemisphären ein langer und dicker „Supraplexus", welcher in jeden Seitenventrikel einen von Ependym überkleideten Fortsatz herabsendet. Dieses Eindringen des Plexus in die Ventrikel erfolgt durch eine Lücke im eigentlichen nervösen Parenchym. Dies Verhalten findet sich ja auch im Cerebrum der höheren Wirbelthierklassen, jedoch hebt Wilder hervor, dass sich bei diesen jene „Rima" (die Fissura cerebri magna der menschlichen Anatomie) caudal von der Porta (Seitenöffnung der Aula) erstrecke, bei *Ceratodus* dagegen rostral von ihr: er spricht deshalb von einer „Praerima". — Soweit nicht durch den Supraplexus eine Verbindung zwischen den beidseitigen Vorderhirnhälften hergestellt wird, sind sie durch eine starke bindegewebige Scheidewand getrennt, welche die Fortsetzung einer medialen (bei *Protopterus* nicht vorhandenen) Crista der Schädelbasis bildet.

1) J. Hyrtl, *Lepidosiren paradoxa*, Leipzig 1840, u. Abhandlungen d. böhm. Ges. d. Wiss., 1845.
2) B. G. Wilder, The Dipnoan brain, *Ceratodus*. American Naturalist, Vol. XXI, 1887, p. 544.
3) G. Fulliquet, Recherches sur le cerveau du *Protopterus annectens*. Thèse Genève, 1886.

Die Lobi olfactorii sind gestielt. Im Gegensatze zu Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern, wo ein dorsalwärts gerichtetes Auswachsen des Vorderhirns stattfindet, wölbt sich dasjenige von *Ceratodus* unter dem dorsal gelegenen Riechhirne ventralwärts vor.

Des Weiteren findet WILDER eine dicht oral vom Chiasma am Fusse der Lamina terminalis liegende „Präcommissur" und hebt die ausserordentlich starke Ausbildung der Valvula, d. h. der Faltung des Hirndaches zwischen Mittel- und Kleinhirn hervor. Das Conarium ist gross und im Schädeldache eingelassen. Das Mittelhirn soll keine ausgeprägte Furche zwischen den paarigen Lobi optici aufweisen.

SANDERS[1]) fügte den Beobachtungen seiner Vorgänger Weiteres bei. Er verfügte über Materialien, die, in MÜLLER'scher Flüssigkeit conservirt, ihm die Anwendung der Schneidetechnik und die Färbung mit Anilinblau gestatteten. Er macht folgende Besonderheiten namhaft:

Das Gehirn liegt der Schädelhöhle ventral an, nicht jedoch dorsal, und gleicht darin dem *Protopterus*-Gehirn. An der Basis der Medulla oblongata, wo sie die Schädelhöhle betritt, bildet SANDERS eine mächtige Schwarte von Dura ab, die er fälschlich als Pia bezeichnet.

Die Decke des 3. Ventrikels ist stark gefaltet, spitzt sich dorsal zu und enthält eine rudimentäre Epiphyse.

Die langgestreckte Oblongata geht allmählich ins Mittelhirn und Zwischenhirn über. Die Wände des Vorderhirns sind sehr dünn. Der von BEAUREGARD als Rhinencephalon gedeutete Abschnitt besitzt dieselbe Structur, wie das übrige Vorderhirn. Am Zwischenhirn sind die Ganglia habenulae nachzuweisen. In der Tiefe erblickt man eine Verbindung zwischen den Hemisphären, die Commissura anterior. Die Hypophysis ist grösser als bei *Protopterus*. Beim Abschälen der Pia ist das Aufsteigen der optischen Faserzüge zum Mittelhirn deutlich sichtbar. Das Cerebellum ist nicht sehr entwickelt, übertrifft aber das von *Protopterus*. Der Sinus rhomboidalis öffnet sich breit. In der Tiefe erblickt man die vorderen Längsbündel. Das Trochlearispaar lässt sich mikroskopisch nachweisen; nicht dagegen der Abducens.

Den Angaben BEAUREGARD's über die Nerven werden weitere Einzelheiten beigefügt.

Schon der Centralkanal ist relativ weit, ebenso die Hirnventrikel, während die Wände durchweg schwach ausgebildet sind.

Die mikroskopische Untersuchung ergab eine ähnliche Beschaffenheit des Vorderhirns wie bei *Protopterus*: Ependymzellen, kleine Ganglienzellen in mehreren Schichten und weisse Substanz, der grössere Ganglienzellen (Rindenzellen) eingelagert sind. Im Lobus olfactorius finden sich Glomeruli als Ueberzug der übrigen Vorderhirnschichten. Die Lobi inferiores bilden nur die Trichterwand und sind gleich gebaut wie das Vorderhirn, entbehren aber der grösseren Ganglienzellen.

Die Lobi optici erinnern an die der Plagiostomen. Ausserhalb des Ependyms sind 4 Schichten zu unterscheiden: 1) kugelige, diffus angeordnete, kleine Nervenzellen; 2) ein circuläres Fasersystem, in welches grössere Zellen sehr spärlich eingestreut sind; 3) eine zellenlose Schicht; eine äussere, nur mit vereinzelten Zellen, welche von Längsfasern durchzogen ist.

Die Seitenwandungen des Mittelhirns werden von einem problematischen Körper bedeckt, der mit der Quercommissur der Oblongata in Verbindung zu stehen scheint.

Das Kleinhirn hat denselben Bau wie bei allen Vertebraten. An ihm sind 4 Schichten zu unterscheiden: eine fibröse, eine granulöse, eine Zwischenschicht und eine Molecularschicht. Die PURKINJE-Zellen sind sehr unregelmässig, mit zahlreichen Fortsätzen versehen, oft auch mehr spindelförmig.

---

1) A. SANDERS, Contributions to the anatomy of the central nervous system in *Ceratodus forsteri*. Annals and Magazine of Natural History, March 1889.

Das Rückenmark zeigt einen unregelmässigen Querschnitt der grauen Substanz. Die MAUTHNER'sche Faser ist sehr stark ausgebildet[1]).

Des Ferneren wird der Ursprung der wichtigsten Nerven beschrieben.

Endlich ist eine vorläufige Mittheilung von SEWERTZOFF[2]) zu erwähnen, worin neben Beobachtungen über den Schädel und seine Entwickelung auch solche über Gehirn und Nerven gemacht werden. Das Gehirn des Stadiums 47 wurde nach Sagittalschnitten graphisch reconstruirt, an ihm die Hauptregionen unterschieden, wenn auch, wie wir sehen werden, in nicht ganz einwandfreier Weise. Den Olfactorius lässt SEWERTZOFF dorsal vom L. olfactorius ventralwärts abbiegen. Er beschreibt den N. praeopticus, worauf später noch von uns eingegangen werden soll; schildert ausführlicher die Verhältnisse der Ganglien und peripheren Ausbreitung vom Trigeminus bis Vagus, ohne indes den Abducens zu erwähnen. Sein wesentliches Resultat ist der Nachweis, dass der Nervenverlauf von *Ceratodus* mit dem von *Protopterus*, wie ihn PINKUS dargestellt hat, völlig übereinstimmt und dass BEAUREGARD's Beschreibung in vielen Punkten unrichtig sei.

Für die Entdeckung des N. praeopticus beim erwachsenen *Ceratodus* durch K. FÜRBRINGER[3]) sei auf p. 23 verwiesen.

Aus dieser gedrängten Zusammenfassung von Angaben der Autoren ist eine entschiedene Wandlung in der Auffassung und Anschauung des *Ceratodus*-Gehirns ersichtlich. Entgegen der ursprünglichen Annahme ist nämlich erkannt worden, dass das Cerebrum von *Ceratodus* ganz wesentliche Unterschiede von demjenigen der anderen Dipnoer aufweist. Und dieser Punkt giebt einer möglichst vollständigen Durchuntersuchung desselben ein mehr als lediglich descriptives Interesse. Das *Protopterus*-Gehirn ist ja durch BURCKHARDT's Monographie in eingehendster Weise dargelegt worden, und in Bezug auf *Lepidosiren* berechtigen uns die bisherigen Untersuchungen, obwohl nicht ebenso gründlich durchgeführt, immerhin zur Annahme der grössten Analogie mit den Verhältnissen bei *Protopterus*. Es ist nun klar, von welcher Bedeutung für die systematische Zoologie die sich auch im Bau des Gehirns aus drückende Sonderstellung des ancestralsten Dipnoers sein muss, wie sehr es nothwendig ist, gerade auf die Unterschiede vom Gehirne des *Protopterus* und des *Lepidosiren* zu achten. In diesem ersten Theile werde ich hie und da Gelegenheit haben, kurze Hinweise in diesem Sinne zu machen, mich aber im Ganzen auf eine möglichst rein beschreibende Darstellung beschränken, um RUDOLF BURCKHARDT die vergleichenden Ausblicke auch auf diese nächstverwandten Formen nicht vorwegzunehmen.

II. Die Beziehungen des Gehirns zu den umliegenden Theilen.

Für die wissenschaftliche Betrachtungsweise jedes Organs, besonders aber des Gehirns, das als Relationsapparat zwischen Organismus und Aussenwelt die specifische Eigenart der Gattung gewissermaassen synthetisirt, ist die Würdigung seiner Beziehungen zu benachbarten Gebilden unerlässlich. Soll die in seinem Baue sich äussernde Verschiedenheit nicht als der Ausdruck regelloser Variation hingenommen, sondern dem Causalitätsbedürfnisse thunlichst Rechnung getragen werden, so ist stets zu bedenken, dass die wichtigsten gestaltenden Factoren erstens die nach den äusseren Lebensbedingungen des Organismus verschiedene Function, zweitens aber der vielfach variirte Bauplan der dem Organe zukommenden Um-

1) Mit dem Rückenmarke von *Ceratodus* hat sich übrigens auch KÖLLIKER beschäftigt (Handbuch der Gewebelehre, Bd. II: Nervensystem des Menschen und der Tiere, 1896, p. 176). Er beschreibt ein bandförmiges Organ, dessen graue Substanz, ohne Spur von Hinterhörnern, eine quere dünne Platte darstellt, in der namentlich die Lateralzellen stark entwickelt sind. Er erwähnt ferner 2 mächtige MAUTHNER'sche Fasern und das Vorkommen einer gewissen Zahl recht starker Nervenfasern in den Ventralsträngen der weissen Substanz, welche letzteren keine Commissura accessoria besitzen. Somit glaubt KÖLLIKER, dass *Ceratodus* sich durch das Rückenmark sowohl an *Protopterus* als an die Urodelen anschliesse.

2) A. N. SEWERTZOFF, Zur Entwickelungsgeschichte des *Ceratodus forsteri*. Anat. Anz., Bd. XXI, 1902.

3) K. FÜRBRINGER, Notiz über einige Beobachtungen am Dipnoerkopf. Anat. Anz., Bd. XXIV, 1904.

gebung sind. Speciell für das Gehirn wird also zu achten sein: einerseits auf die Entwickelung der Sinnesorgane, von welchen wir Aufschluss über physiologische Bedingungen erwarten dürfen — anderseits auf den Situs cerebri, der uns von mannigfachen Wechselbeziehungen und Correlationen zwischen Continens und Contentum Kunde geben kann.

A. Horizontal-Situs (siehe Textfig. 1).

Die Figur, welche wir unserer Betrachtung zu Grunde legen, ist folgendermaassen zu verstehen: Es wurden am Kopfe eines erwachsenen *Ceratodus* von ca. 80 cm Länge die äusserst harten und spröden

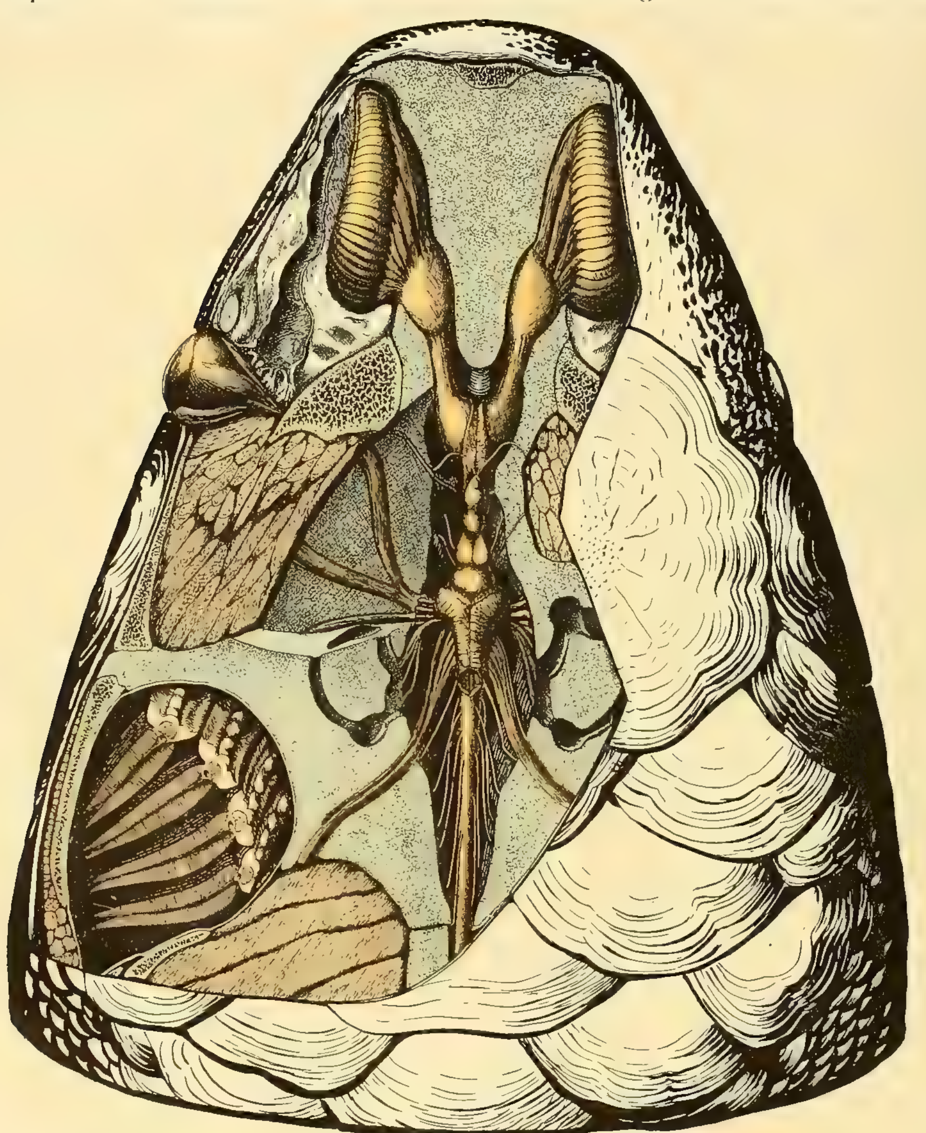


Fig. 1. Horizontalsitus des Gehirns von *Ceratodus*. Nat. Grösse. Braun = Hirn und Sinnesorgane, roth = Muskeln und Kiemen, blau = Knorpel, gelb = Knochen.

Deckknochen des Schädels abgehoben, und weiterhin durch vorsichtige Flachschnitte die knorpeligen Wandungen schichtweise abgetragen, bis Schädel- und Rückenmarkshöhle als continuirliches Cavum eröffnet waren. Dadurch, dass dann noch auf der einen Seite im Gebiete des Sphenoidalknorpels die ursprüngliche Schnittfläche bis ins Niveau der Trigeminuskanäle tiefer gelegt wurde, ergab sich ein deutliches Uebersichtsbild von den gegenseitigen Verhältnissen des Gehirns und seiner Umgebung.

Im Cervicaltheile der Wirbelsäule noch ziemlich eng (2,5 mm), gewinnt der Vertebralkanal schon innerhalb des 1. Halswirbels bedeutend an Breite. Im Occipitalknorpel nimmt dann diese Erweiterung äusserst rasch trichterförmig zu. Die Distanz zwischen den beiderseitigen Vagusaustritten (sie liegen 7,5 cm oral vom Niveau des Hinterhauptsloches) beträgt bereits 1,7 cm. Mit dieser rapiden Verbreitung seiner Kapsel hält die Massenzunahme der gracilen Oblongata auch nicht annähernd Schritt, so dass sie in eine Höhlung zu liegen kommt, welche nach den Seiten bis 6 mm von ihr absteht.

In ihrem nun nach vorne anschliessenden Abschnitte, der seitlich von den mächtig in die Breite auslegenden Labyrinthknorpeln begrenzt wird, erreicht dann die Schädelhöhle ihren grössten Transversaldurchmesser, während das Rautenhirn noch immer schmal und schlank bleibt. Es ist die Stelle des Acusticusaustrittes und der stärksten medialen Prominenz des Labyrinthes gegen das Cavum cranii. Letzteres ist hier 2,3 cm breit und steht seitlich je 1 cm vom Nachhirne ab. Diese Stelle maximaler Capacität der Schädelhöhle liegt 6 cm oral vom Hinterhauptloche.

Rostralwärts aber, in ihrem Verlaufe zwischen den Sphenoidalknorpeln verengt sich dagegen die Schädelhöhle wieder rasch. Beim Trigemino-Facialisaustritte, wo allerdings das Gehirn durch das seitliche Hervorquellen des Rautenhirndaches sich ansehnlicher präsentirt (Breite 1,2 cm), ist die Schädelwandung schon nahe (bis 0,34 cm) an dasselbe herangerückt. Aber auch weiter nach vorne, während wieder in oraler Richtung Klein-, Mittel- und Zwischenhirn beständig schmäler werden, besteht keine so hochgradige Incongruenz mehr zwischen Hülle und Inhalt. Der Querdurchmesser des Cavum cranii verengt sich nämlich bis zum Niveau der Epiphyse auf 7 mm, wobei der seitliche Abstand von der Gehirnoberfläche von $4^1/_2$ mm auf 1 mm herabgeht.

Die stark entwickelte Masse des Vorderhirns füllt nun vollends den ihr zu Gebote stehenden Raum aus. Dieser hat am caudalen Ende des Prosencephalons eine Breite von 6 mm und erweitert sich bis zu dessen vorderem Ende und dem Abgange der Tractus olfactorii auf 14 mm. Die Tractus olfactorii, welche leicht divergiren und 1 cm oral von ihrem Abgange sich zu den Bulbi olfactorii aufblähen, liegen im Ganzen ebenfalls den seitlichen Schädelwandungen und der sie trennenden Scheidewand des Mesethmoidknorpels eng an; nur an ihrem Abgange vom Vorderhirn bleibt zwischen ihnen ein Praecerebralraum von 5 mm Sagittaldurchmesser frei. Die Bulbi olfactorii sind den ihnen zukommenden Aushöhlungen des Schädelknorpels durchaus congruent. An ihrem rostralen Pole weist der sie scheidende Mesethmoidalknorpel eine Breite von 1,2 cm auf.

Der ganze zwischen Cranium und Gehirn frei bleibende Raum ist vom ausserordentlich engmaschigen, beinahe schwammig aussehenden Bindegewebsnetz der Arachnoidea eingenommen [1]). Längs derberer zwischen Schädel und Gehirn ausgespannter Trabekeln derselben verlaufen die das Gehirn verlassenden Nerven und einzelne bedeutendere Venenstämme.

Von letzteren sind auf Textfig. 1 nur die beiden stärksten dargestellt, nämlich die sich in ganz analoger Weise wie bei den Selachiern präsentirenden Venae cerebri anteriores und posteriores. Die vorderen Gehirnvenen verlassen das das Zirbelposter bildende Adergeflecht an dessen oral-dorsalwärts ausgezogener Spitze, wobei zuerst die beidseitigen Stämmchen einander eng anliegen, dann aber, rasch divergirend, die Seitenwände des Schädels erreichen; der Sphenoidalknorpel wird in einem caudalwärts abbiegenden Kanale durchzogen, und der Venenstamm verschwindet unter dem Kaumuskel.

Die hintere Gehirnvene zweigt am vorderen Ende der Rautenlippe von der Taenie des Nach-

1) Auf ein ähnliches Verhalten bei *Protopterus* (sehr weites Cavum cranii, stark entwickelte und vascularisirte Arachnoidea) hat WIEDERSHEIM (Morphologische Studien, p. 73, Jena 1880) die Hypothese gestützt, dass hier ein der Secretion von Subarachnoidealflüssigkeit dienender Apparat vorliege.

hirns ab, ist dann in einer Länge von 1,4 cm durch das Cavum cranii ausgespannt, mit scharf caudalwärts gerichtetem Verlaufe, und verlässt schliesslich den Schädel durch ein unmittelbar hinter dem Glossopharyngeovagus-Austritte gelegenes seitliches Foramen.

Besondere Erwähnung verdient auch ein System fächerförmig angeordneter, in mehr oder weniger sagittaler Richtung den Praecerebralraum durchziehender Venenstämmchen, die an der Incisura interolfactoria das Gehirn, bezw. dessen Pialüberzug verlassen und sich in feine Oeffnungen des Mesethmoidknorpels einsenken. Diese Venen sind, um das Cavum praecerebrale deutlich zu machen, in der Abbildung weggelassen.

Von den Nerven, deren Wurzelverhältnisse, Abgang vom Gehirn etc. im morphologischen Abschnitte geschildert werden sollen, muss an dieser Stelle nur der bei Präparation des Horizontalsitus sich ausserordentlich übersichtlich darbietende intracranielle Verlauf Erörterung finden.

Der Praeopticus nimmt den von K. Fürbringer bezeichneten Verlauf. Da er makroskopisch nicht gefunden wurde, legten wir Schnitte durch die Bindegewebsschwarte, welche die Fila olfactoria umhüllt. Darin fand er sich in Gestalt eines feinen Nervenastes, der in seinem Verlauf auch einzelne Ganglienzellen eingestreut enthielt. Seine Vermischung mit den Fila olfactoria konnte indes nicht festgestellt werden.

Den Opticus sehen wir, nachdem er unter dem Zwischenhirne hervorgetreten, direct auf die seitliche Schädelwand tendiren, um sich dort in einen langen, leicht geschwungenen, lateral- und oralwärts gerichteten Kanal einzusenken. Auf der linken Seite dieser Figur ist dieser Kanal durch Tieferlegung des Schnittes im Sphenoidalknorpel sichtbar gemacht. Dann zieht der Sehnerv unter dem Os pterygopalatinum hindurch, um seitlich davon wieder sichtbar zu werden und sich in den Fundus oculi einzusenken. Die Gesammtlänge des Opticus beträgt ca. 3,7 cm, wovon 0,6 auf die Schädelhöhle, 0,7 auf die Orbita kommen.

Oculomotorius und Trochlearis treten unter dem Mittelhirn dicht hinter einander hervor und ziehen schräg oralwärts der Seitenwand zu, wo sie in zarten Kanälen ihren Weg fortsetzen. Der Canalis trochlearis ist auf der rechten Hälfte der Abbildung gerade von der Schnittebene getroffen. Die Strecke zwischen Gehirn und Schädelwand beträgt beim Oculomotorius 6, beim Trochlearis 4 mm.

Noch rascher nach dem Abgange vom Gehirne gelangt der Trigeminus, der in seinen centralen Partien nur aus 2 Stämmen besteht, zum Eintritte in seine Kanäle. Der Verlauf durch die Schädelhöhle misst nur 2—3 mm und erfolgt ungefähr rechtwinklig zur Längsaxe des Gehirns. Der oral gelegene Stamm (Truncus ophthalmicus) zieht, in eine starke bindegewebige Scheide eingeschlossen, durch die Tiefe des Sphenoidalknorpels auf das Os pterygopalatinum zu, was eine ziemlich scharfe Biegung nach vorne bedingt. In einer analogen Hülle durchdringt der caudale Stamm den Sphenoidalknorpel, jedoch unter ziemlich genauer Innehaltung seiner ursprünglich transversalen Richtung. Die Trigeminuskanäle weisen ein relativ bedeutendes Kaliber, nämlich bis zu 3,5 mm, auf.

Gleich hinter dem caudalen Trigeminusstamme tritt der Facialis hervor. In einer Länge von 4,5 mm frei im Cavum cranii ausgespannt, hat er in diesem Theile seines Weges einen zwar noch ziemlich transversalen, aber doch schon deutlich zur caudalen Richtung hinneigenden Verlauf. Dieser wird auch während des Trajectes durch den Knorpelschädel eingehalten, der in demselben Horizontalniveau erfolgt wie derjenige des Trigeminus. Dabei zieht der gleichfalls in einer bindegewebigen Scheide liegende Facialisstamm unmittelbar oral und ventral am Labyrinthe vorbei.

Von dem sich weiter anschliessenden Acusticus an nimmt nun der intracranielle Verlauf der Gehirnnerven eine zur Längsaxe des Centralnervensystems immer mehr spitzwinklige Richtung an. Der Acusticus tritt zwar noch ungefähr rechtwinklig ab, wobei seine Fasern zu einem einheitlichen Bündel vereinigt sind; dann aber beschreibt er, zugleich mit seiner Aufsplitterung in 4 zarte Stämmchen, eine decidirte Biegung caudalwärts und gelangt dadurch in mehr oder weniger longitudinale Lage. Am aus-

geprägtesten ist letztere beim hintersten der 4 Aeste, welche sich zu der bereits erwähnten Partie der Seitenwand hinwenden, wo das Labyrinth medialwärts gegen das Schädelcavum prominirt. Hier ist der Labyrinthknorpel breit unterbrochen und die Scheidung zwischen Utriculus und Schädelhöhle nur durch eine Durallamelle geliefert, durch welche der Eintritt der Nervenstämmchen ins Labyrinth erfolgt, nachdem sie durch die Schädelhöhle einen Weg von 0,75—2 cm zurückgelegt haben. — Nach G. RETZIUS[1]) wären die 4 Aestchen des Acusticus zu bezeichnen als: 1) Ramulus ampullarum ant. et. ext.; 2) Ramulus recessus utriculi; 3) Ramulus lagenae; 4) Ramulus ampullae posterioris.

Die in einer Reihe hinter einander austretenden Wurzeln von Glossopharyngeus und Vagus convergiren fächerförmig zu einem mächtigen Stamme, an welchem die Zusammensetzung aus verschiedenen Wurzeln nur insofern noch erkennbar ist, als sich der oral gelegene Glossopharyngeusantheil als ein, mit dem Vagus zwar eng verbundener, jedoch genügend deutlich abgetrennter Strang abhebt. Das gesammte Bündel durchzieht die Schädelhöhle in einer Länge von ca. 2 cm und in ziemlich longitudinaler Richtung, um 3 mm hinter der Oeffnung des Labyrinthes in den Occipitalknorpel einzutreten. Der gemeinschaftliche Kanal durchdringt denselben in etwas geschwungenem, lateral-caudalwärts gerichtetem Verlaufe und eröffnet sich unmittelbar hinter dem Kiemenkorbe, wobei er die Nerven unter der Musculatur des Halses austreten lässt. Mittlere Breite des Kanales 0,25 cm, Länge desselben 3 cm.

In topographischer Beziehung ist über die sich des Ferneren anreihenden Spino-Occipitalnerven nur zu erwähnen, dass die intracranielle Strecke derselben zwischen 1,5 und 2,0 cm schwankt, und dass, caudalwärts fortschreitend, ihre Längsorientierung so weit zunimmt, dass die caudalsten bis zu ihrem Austritte der Cerebrospinalaxe völlig parallel verlaufen.

B. Ausbildung der Sinnesorgane.

Unter den Kopfsinnesorganen kommt den Labyrinthen und den Nasenkapseln eine so starke Raumentfaltung zu, dass man wohl berechtigt ist, ihnen, ausser einer hohen physiologischen Dignität, auch einen grossen formativen Einfluss auf Schädel und Gehirn zuzusprechen.

Die Labyrinthe von *Ceratodus* haben schon von GÜNTHER[2]) eine kurze, aber correcte Beschreibung und von G. RETZIUS[3]) eine eingehende monographische Bearbeitung erfahren. Wir begnügen uns mit folgenden Angaben zur Erläuterung des Labyrinthbildes auf Textfig. 1.

An der breitesten Partie des Knorpelschädels findet sich zu beiden Seiten des Cavum cerebrale die für die Aufnahme des häutigen Labyrinthes bestimmte Höhlung. Dieselbe communicirt mit dem Innenraume des Schädels durch eine — an unserem Exemplare 9 mm lange und maximal 7 mm hohe — Oeffnung, welche, im Niveau der hinteren Partien des Rautenhirns gelegen, lediglich durch die darübergespannte Dura von dem Schädelinnern abgeschlossen ist. Diese Communication stellt die einzige Oeffnung des Labyrinthes dar. An der sie verschliessenden Membran vertheilen sich die Aeste des Acusticus, um sie dann durch feine Foramina zu durchbohren.

Hinter dem von der Dura gelieferten medialen Abschlusse der Labyrinthhöhle liegen folgende im abgebildeten Präparate entfernte Gebilde: oralwärts der Utriculus, caudalwärts der Sacculus mit der Lagena.

Die Ductus semicirculares, in sehr geräumigen Knorpelkanälen verlaufend, bieten die bekannten Verhältnisse dar. Die beiden inneren, ein vorderer und ein hinterer, liegen in verticalen Ebenen, der äussere in

1) G. RETZIUS, Das Gehörorgan der Wirbeltiere, Stockholm 1881, Bd. I, p. 144.
2) A. GÜNTHER, Description of *Ceratodus*, a genus of Ganoid Fishes, recently discovered etc. Philosophical Transactions, 1871.
3) G. RETZIUS, Das Gehörorgan von *Ceratodus forsteri* in: Das Gehörorgan der Wirbelthiere, Stockholm 1881, Bd. I, p. 144.

einer horizontalen. Die Culminationspunkte des vorderen und des hinteren Bogenganges liegen ganz dicht unter der Oberfläche des Schädeldaches. Sämmtlichen Bogengängen kommen wohlentwickelte Ampullen zu.

Noch bedeutender ist die Raumentfaltung des Riechorgans. Die Nasenbecher stellen sich in der Dorsalansicht als mächtig ovoid prominirende Gebilde dar, die in der Breite je 1—1,2 cm messen, und deren Längsdurchmesser 3,5 cm, d. h. fast $^1/_5$ der rostro-occipitalen Distanz, der Gesammtlänge des Craniums, beträgt. Durch die häutige Kapsel schimmern je 24 parallel angeordnete Schleimfalten durch. Sehr innig ist die Verbindung des Riechorgans mit dem Bulbus olfactorius. Die Fila olfactoria bilden kurze, derbe, die Dicke von 2 mm oft überschreitende Stränge, die, fächerförmig divergirend, auf die Nasenkapsel übergehen. Dabei verflachen und verbreitern sie sich zunächst in einer Art, die an die Ansatzweise von Augenmuskeln an einen Bulbus erinnert. Die beiden rostralsten dieser Riechfaserbündel zeichnen sich insofern von den caudal von ihnen entspringenden aus, dass sie als geschlossene, bis zu 3,5 mm breite Bündel sich weit über die dorsale Nasenkapseloberfläche hin verfolgen lassen, wobei das zweite Bündel sich theilweise unter das erste schiebt. Diesen beiden Bündeln scheint die Innervation der vorderen zwei Fünftel der Nasenkapsel zuzukommen.

Die Masse des Auges tritt gegenüber derjenigen von Nase und Labyrinth stark zurück. In dem breiten Kopfe weit distalwärts gerückt, entbehrt es jeglicher Contiguität mit der Schädelkapsel, daher die oben erwähnte ausserordentliche Länge des Sehnerven. Während im Bereiche der Orbitae der transversale Durchmesser des Kopfes (von Cornea zu Cornea gemessen) 9,7 cm beträgt, misst der Abstand zwischen Cornealpol und Fundus oculi bloss 1,4 cm. Die Beweglichkeit des Auges scheint derjenigen bei *Protopterus* nicht gleichzukommen, bei welchem PINKUS[1]) 4 Recti und 2 Obliqui unterscheidet. Von letzteren konnten wir nur den oberen finden, und zwar in recht schwacher Ausbildung. Nach HYRTL[2]) fehlen bei *Lepidosiren paradoxa* beide Obliqui. — Besonders auffällig sind die mächtigen Venenstämme, welche die Orbita einnehmen. Sie treten oralwärts aus und sammeln sich zu einem mächtigen Sinus, den wir als Maxillarsinus bezeichnen, und der lateral vom Riechorgan über dem Dache der Mundhöhle dahinzieht.

Wenn man nun dieses in seinem oralsten Theile so eng und fest mit dem Geruchsorgan verbundene Gehirn betrachtet, dessen vordere voluminöse Bezirke den ihnen dargebotenen Raum beinahe vollständig ausfüllen, während die hinteren schlanken Theile ein übermässig weites Cavum durchziehen — wenn man ferner die grosse Flachheit und Plattheit des ganzen Schädels sowohl im Breiten- als im Längendurchmesser als formatives Princip zu würdigen weiss, so kann man sich der Vermuthung nicht erwehren, dass hier in Folge von Wachsthumsdifferenzen zwischen Hülle und Inhalt Tractionen auf das Gehirn eingewirkt haben, welche von bedeutendem Einflusse auf seine Gestaltung gewesen sind. Man denkt an ein Eingreifen mechanischer Kräfte, wie es z. B. noch typischer im Centralnervensysteme von *Lophius piscatorius* seinen Ausdruck findet. Gestützt wird diese Annahme dadurch, dass vom Glossopharyngeus an caudalwärts die cranialen und spino-occipitalen Nerven, wie wir sahen, in der Schädelhöhle einen eigenthümlichen langgestreckten und zur Longitudinalaxe des Gehirns spitzwinkligen intracranialen Verlauf nehmen. Es finden sich also in dieser Beziehung ganz analoge Verhältnisse vor wie bei den caudalen Gehirnnerven der Selachier, z. B. von *Echinorhinus spinosus*. Durch entsprechende Wachsthumsverschiebungen zwischen Wirbelsäule und Rückenmark entsteht bekanntlich das Gebilde, das wir als die Cauda equina der höheren Wirbelthiere kennen.

1) F. PINKUS, Die Hirnnerven des *Protopterus annectens*. Morphol. Arbeiten, Bd. IV, Heft 2, p. 275.
2) J. HYRTL, *Lepidosiren paradoxa*. Monographie, Prag 1845.

C. **Sagittalsitus** (siehe Textfig. 2).

Der seitliche Einblick in die Schädelhöhle nach Spaltung des Kopfes durch einen Medianschnitt unter Schonung des Gehirns liefert das in Textfig. 2 dargestellte Bild. Auch in einem solchen fällt bei topographischer Betrachtung als merkwürdigstes Verhältniss die Incongruenz auf, welche in dem weitaus grössten Bereiche der Schädelhöhle zwischen deren starker Capacität und dem kleinen Volumen des in ihr enthaltenen Gehirns besteht. Die Präparation wurde wie diejenige für den Horizontalsitus am Kopfe eines Individuums von ca. 80 cm Länge vorgenommen.

Der Wirbelkanal weist im Bereiche des Halsmarkes einen ziemlich gleichmässigen dorso-ventralen Durchmesser auf, welcher zwischen 5 und 6 mm schwankt. Durch ganz unbeträchtliche Einengungen des

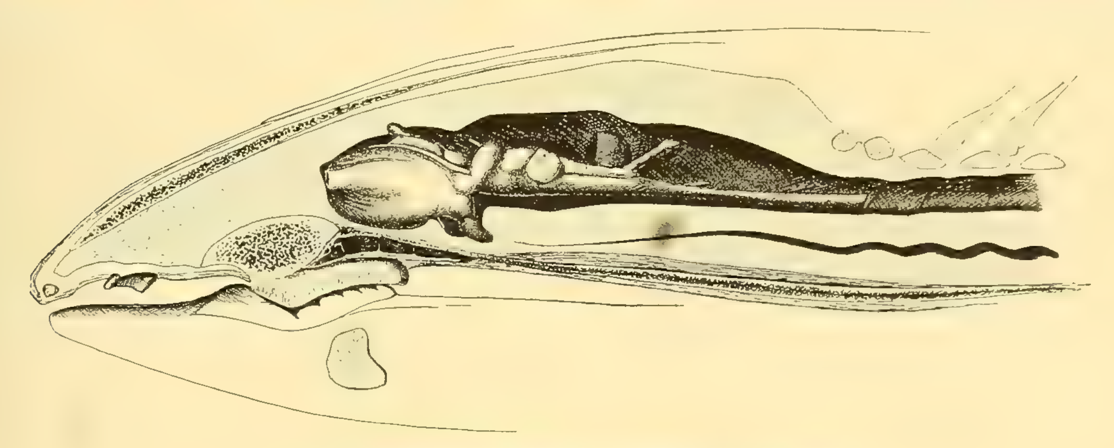


Fig. 2. Sagittalsitus des Gehirns von *Ceratodus*. Nat. Grösse.

Lumens der Spinalhöhle sind die Grenzen der einzelnen Wirbel gekennzeichnet. Die Höhe des Halsmarkes beträgt ca. 2 mm, so dass man von einem recht geräumigen, nicht aber von einem excessiv weiten Rückgratsrohre sprechen kann.

Sobald wir aber in den Bereich des Craniums kommen, ändert sich dieses Verhältniss rasch. Unmittelbar oral vom Hinterhauptsloche nimmt nämlich der Höhendurchmesser ebenso rapid zu, wie wir es bereits vom Querdurchmesser sahen, so dass an der Stelle des Austrittes von Vagus und Glossopharyngeus die Distanz zwischen Schädelbasis und Schädeldach nicht weniger als 1,25 cm trägt. Vom Foramen occipitale bis zu diesem Punkte ist der Anstieg des Schädeldaches ein allmählicher und continuirlicher. Auf der kurzen Strecke zwischen Vagusaustritt und hinterem Rande der Labyrinthöffnung verläuft dann das Dach mit der Schädelbasis wieder parallel. Die gleichzeitige Höhenzunahme des Gehirnrohres ist dagegen viel geringer, der dorso-ventrale Durchmesser misst am Calamus scriptorius erst 3 mm.

Die Configuration der Schädelbasis im Bereiche der bis jetzt beschriebenen, vom Occipitalknorpel umwandeten Partie der Cranialhöhle, der hinteren Schädelgrube, ist eine höchst einfache. Sie zieht beinahe geradlinig in horizontaler Richtung dahin, eine einfache Rinne zur Aufnahme von Rückenmark und Oblongata darstellend. Letztere liegen jedoch dem Basilarknorpel nicht unmittelbar an, sondern sind durch einen ca. 1 mm breiten Raum von ihm getrennt, welcher, in der Zeichnung leer gelassen, in Wirklichkeit von einer Lage bindegewebiger Massen eingenommen ist. Es handelt sich bei dieser derben, faserigen Schwarte zweifellos um ein Gebilde der Dura; Wilder und Sanders, welchen beiden sie aufgefallen ist, haben sie für Pia gehalten. Es sei schon hier bemerkt, dass sie sich bis zur Gegend des In-

fundibulums erstreckt und geeignet ist, die Fixation des Gehirns in seiner übermässig weiten Kapsel zu bewerkstelligen.

Im Bereich der Labyrinthknorpel nimmt nochmals der Höhendurchmesser der Schädelhöhle zu, hier aber nicht nur auf Kosten der Schädeldecke, sondern auch durch ziemlich ausgeprägte Senkung der Schädelbasis. Die tiefste Stelle der so entstehenden Mulde liegt 1 cm hinter der der Aufnahme der Hypophyse dienenden Grube und dem vorderen Ende des Rautenhirns. Letzteres erreicht hier eine Höhe von 7 mm, die Schädelhöhle eine solche von 15,5 mm, so dass die Geräumigkeit des Cavum cranii in Bezug auf seinen Inhalt nun auch in diesem Durchmesser bedeutend abgenommen hat.

Im Gegensatze zum Abfalle der Basis des Schädels bleibt, bis zum Abgange des Trichters, diejenige des Gehirns so ziemlich in der geradlinigen Fortsetzung der Ventralfläche des Halsmarkes und hält ungefähr die Horizontalebene ein. Die damit verbundene Entfernung vom Basilarknorpel bedingt eine Zunahme der oben erwähnten basalen Duraschwarte.

Im prächordalen Abschnitte des Schädels passt sich nun aber dessen Höhle wie im horizontalen, so auch im verticalen Durchmesser mehr und mehr dem Volumen des Gehirns an. Die Innenfläche des Schädeldaches neigt sich oralwärts rasch dem Gehirne zu. Der Supracerebralraum, über der dorsalen Zwischenhirnlamelle noch 3 mm hoch, misst am vorderen Ende des Zirbelpolsters nur noch 1,5 mm. Nahe dem vorderen Ende des Prosencephalons kommt es sogar zur Berührung von Schädeldach und dorsaler Gehirnfläche, während weiter nach vorne durch die Abtragung des einen Tractus olfactorius auch im seitlichen Bilde das Cavum praecerebrale sichtbar gemacht ist.

Die gleichmässig abfallende Rundung der Decke der vorderen Schädelgrube ist unterbrochen durch eine 1,5 mm tief einschneidende becherförmige Bucht, in welche das Zirbelbläschen eingelassen ist, in einer Weise, wie sie schon HUXLEY beobachtet hatte.

Die Schädelbasis fällt gleich vor dem oralen Ende der Chorda abrupt zur Bildung einer sehr scharf ausgesprochenen Sella turcica ab. Die hintere Wand derselben wird, nachdem sie, 3 mm hoch, ungefähr senkrecht verlaufen, dadurch, dass sich die Spitze der Hypophyse in caudaler Richtung in sie eingräbt, in einer Tiefe von ca. 2 mm unterminirt. Der Anschluss der Hypophyse an den Schädelknorpel ist also in deren hinteren Partien ein sehr inniger. Dasselbe gilt von der Unterfläche der Hypophyse; oral von ihr und ventral vom Infundibulum bleibt dagegen innerhalb der Sella ein beträchtlicher, nur von Arachnoidealmaschen eingenommener Raum frei. Seine Höhe beträgt 2,5 mm. 3 mm vor der Hypophyse steigt die vordere Wand der Sella empor, und zwar in einer schrägen Ebene, im Gegensatze zur schroff abfallenden hinteren Begrenzung. Von der Stelle an, wo ihr höchster Punkt die Unterfläche des Vorderhirns erreicht, liegt dieselbe bis zum Beginne des Cavum praecerebrale der Schädelbasis, welche hier ihre dünnste Partie aufweist, unmittelbar auf, in eine ganz congruente Aushöhlung derselben eingelassen.

Auf Textfig. 2 sind noch die intracraniellen Strecken der wenigen nicht wegpräparirten Nerven nebst ihren Austrittsverhältnissen aus der Schädelhöhle dargestellt. Ueber Oculomotorius, Glossopharyngeo-vagus und die beiden abgebildeten Spino-occipitales ist dem bei Besprechung des Horizontalsitus Bemerkten nichts hinzuzufügen. Die verschiedenen Acusticus-Stämmchen sind in diesem Präparate in der gemeinsamen bindegewebigen Hülle gelassen worden, die sie bis zum Eintritt in das Labyrinth umschliesst. Vom Opticus ist nur das kurze basale Stück sichtbar, welches der lateralwärts gerichteten Wendung des Stammes vorausgeht.

III. Morphologie.

A. Aeusserer Aspect des Gehirns.

a) Nachhirn.

Die äussere Configuration des Nachhirns von *Ceratodus* ist eine relativ einfache.

Das ziemlich genau drehrunde Rückenmark nimmt allmählich eine von oben nach unten leicht abgeplattete Form an, und der Uebergang in die Oblongata vollzieht sich ohne wesentliche Zunahme des Kalibers und ohne auffällige äussere Umgestaltung. Eine solche tritt erst mit dem Beginne der Rautengrube, also im Niveau des Calamus scriptorius ein. An dieser Stelle hebt sich das Dach des 4. Ventrikels gleich ziemlich beträchtlich von dessen Boden ab. Mit dieser plötzlichen Zunahme des dorso-ventralen Durchmessers der Oblongata findet auch eine ebenso unvermittelte Verbreiterung statt.

Dicht oral vom Calamus scriptorius weist die Rautenhirndecke eine Oeffnung auf, über die sich bei gut conservirten Präparaten eine dünne, etwas blasig vorgetriebene Lamelle breitet, die jedoch äusserst zart und zerreisslich ist und an den meisten Gehirnen fehlt. Die Conturen der Oeffnung stellen sich dann dar als eine bis auf eine oral- und eine caudalwärts gerichtete Spitze ziemlich kreisrunde Fensterung. Während der grösste Theil der Umrandung scharf ist, befinden sich zu beiden Seiten der caudalen Spitze zwei ziemlich deutlich aufgeworfene Wülste, die Rautenlippen. In der Seitenansicht haben diese Rautenlippen einen deutlich ansteigenden Verlauf, so dass am vorderen Ende der Apertura ventriculi quarti die Wölbung des Rautenhirndaches, und mit ihr der dorso-ventrale Diameter bedeutend zugenommen hat.

Durch die beschriebene Oeffnung gewinnt man Einblick auf den Boden der Fossa rhomboides, der flach und von 3 die beiden hinteren Längsbündel abgrenzenden longitudinalen Sulci gefurcht ist.

Auch nach den Seiten hin erfährt das Tectum rhombencephali eine starke Raumentfaltung, wodurch es sich mehr und mehr als ein über die basale Nachhirnpartie hervorquellender Wulst darstellt. Die sagittale und transversale Volumzunahme des Rautenhirndaches steigert sich noch bis zum Anschlusse an das Hinterhirn. An letzterer Stelle bauscht es sich nochmals stark nach beiden Seiten hin aus, um dann abrupt nach vorne abzusinken. Dadurch erhält die vordere, das Cerebellum etwas überragende Partie des Velum medullare in der Dorsalansicht die Gestalt eines Kartenherzens.

Schon bei Lupenbetrachtung der Rautenhirndecke bemerkt man einen darin verlaufenden reichen Plexus vielfach gewundener und ramificirter Gefässchen. Der Verlauf der grösseren Stämme ist überdies durch leichte Einziehung der Oberfläche gekennzeichnet und weist eine gewisse Regelmässigkeit und Symmetrie auf. Stehen sie doch mehr oder weniger senkrecht zu den 3 Aesten der Y-förmigen Furchung, die auf der dorsalen Nachhirnoberfläche sichtbar ist. Ein medianer seichter Sulcus zieht nämlich vom vorderen Ende der caudalen Ventrikelöffnung nach vorne, um, ca. 2 mm hinter der Kleinhirn-Nachhirngrenze, sich in 2 Aeste zu gabeln, welche gegen die seitlichen Wulstungen des Rautenhirndaches auslaufen.

Der Ventralaspect ist höchst einfach. Man bemerkt nur eine keulenartige Volumzunahme von hinten nach vorne und einen, oralwärts allmählich verstreichenden medianen Sulcus.

Zur Beurteilung der Grössenverhältnisse mag die Zusammenstellung folgender Maasse dienen, die am Gehirne eines ausgewachsenen, ca. 80 cm langen Exemplares genommen sind:

Abstand vom Eintritt des Rückenmarkes in die Schädelhöhle bis zum Calamus scriptorius	40 mm
Abstand vom Calamus scriptorius zum caudalen Rande des Kleinhirns	16 „
Breite des Rückenmarkes am Foramen occipitale	2 „
Höhe „ „ „ „ „	2,5 „

Breite des Rückenmarkes am Calamus scriptorius	3,5 mm
Höhe " " " " "	3 "
Länge der Apertura ventriculi IV	5 "
Grösste Breite der Apertura ventriculi IV	4 "
Breite des Gehirns am Vorderende der Apertur	4,5 "
Höhe " " " " " "	4 "
Davon kommen auf das Rautenhirndach	1,5 "
Grösste Breite des Rautenhirndaches, dicht hinter seinem vorderen Ende	11,5 "
Breite des Rautenhirnbodens an dieser Stelle	8,5 "
Dorso-ventraler Abstand an dieser Stelle	8 "

b) Hinterhirn.

Das Hinterhirn stellt einen unmittelbar oral vom vorderen Abschlusse des Velum medullare posticum sich dorsal erhebenden, ziemlich flachen, unpaaren Hirntheil dar. In der dorsalen Aufsicht hat es ungefähr die Gestalt eines Trapezes mit abgerundeten Ecken. Die breite Basis desselben (7,5 mm) liegt hinten, die schmale (4,5 mm) vorne. Die Länge, median gemessen, beträgt 6,5 mm. Es handelt sich also um ein viel ansehnlicheres Gebilde als bei anderen Dipnoern, wo sich das Hinterhirn auf einen Querwulst beschränkt. Immerhin ist die für das Kleinhirn im Allgemeinen so charakteristische dorsalwärts gerichtete Massenentfaltung auch hier nicht sehr weit gediehen. Das Hinterhirn ist ziemlich flach, sein Culmen liegt nur 2 mm über dem Bodenniveau des 4. Ventrikels, nur 6 mm über der Ebene der Gehirnbasis.

c) Mittelhirn.

Das Mittelhirn, das hinter der Entwickelung des Kleinhirns ziemlich bedeutend zurücktritt, weist als wichtigstes Merkmal die mediane Scheidung in zwei Hemisphären, die Lobi optici, auf. Hier stossen wir auf einen markanten Unterschied von den Verhältnissen bei *Protopterus* und *Lepidosiren*, welchen beiden ein unpaares Mesencephalon zukommt — auf welches Merkmal Fulliquet Werth gelegt hat als Kriterium für die niedrige Differenzirungsstufe des Dipneumonen-Gehirns.

Die Medianfissur zwischen den beiden Lobi optici — sie hat, wie die letztere, eine Gesammtlänge von ca. $^1/_2$ cm — repräsentirt in ihrem caudalen Abschnitte einen feinen dorsalen Spalt, nimmt jedoch oralwärts beträchtlich an Breite und an Tiefe zu. Es kommt dadurch zu einem Auseinanderweichen der Lobi optici nach vorne. Wenn man noch berücksichtigt, dass auf den Seiten des Mesencephalons die Gehirnsubstanz bandförmig rostral-, ventral- und lateralwärts, d. h. gegen die Infundibulargegend zu, ausgezogen erscheint, so wird man geneigt sein, in den aufgeführten Besonderheiten den Effect der Traction durch die Optici zu sehen.

Was die Gestalt der Lobi optici anbelangt, so sind sie ungefähr birnförmig, die breitere Basis nach hinten gerichtet, mit gleichmässig gerundeter Wölbung und so stark oralwärts abfallend, dass ihr Culmen nahe an ihrem hinteren Ende liegt. An dieser Stelle maximaler Höhe beträgt der sagittale Durchmesser 8,5 mm; ebenda findet sich auch der grösste Breitendurchmesser des Mittelhirns, nämlich 6 mm.

d) Zwischenhirn.

Das Zwischenhirn von *Ceratodus* ist, in Uebereinstimmung mit demjenigen der Dipneumonen, besonders in seinen ventralen Partien mächtig entwickelt.

Von der Hauptmasse des Gehirns gliedert sich ein an seiner Basis ca. 5 mm Durchmesser aufweisender Lobus inferior an, der nach unten ohne scharfe Abgrenzung in das Infundibulum übergeht. Das

ganze Gebilde, das eine etwas plumpe Gestalt hat, verengert sich trichterförmig mit ventral-caudalwärts gerichtetem Ende. Seine Länge beträgt ungefähr 4 mm. Am Abschlusse des Trichters sitzt seinem 2,5 mm breiten blinden Ende die Hypophyse auf, als ein leicht nierenförmig gekrümmtes Gebilde mit ventral gerichteter Convexität. Seine Länge beträgt 6, seine maximale Breite 4 mm, so dass es als recht mächtiges Anhängsel des Zwischenhirns imponirt. Infundibulum und Hypophyse sind so stark caudalwärts gerichtet, dass die Spitze der letzteren in die Frontalebene der Mittelhirn-Nachhirngrenze zu liegen kommt.

In der dorsalen Ansicht präsentirt sich das Zwischenhirn folgendermaassen:

Vor dem Mittelhirne liegt eine halbkugelige Prominenz von ca. 3,5 mm Durchmesser. Ein deutlicher, tiefer Einschnitt trennt sie von den Lobi optici. Am oralen Rande dieser Zwischenhirnblase schliesst sich an ein abgerundet-dreieckiger, platter Lappen mit oral- und dorsalwärts gerichteter Spitze. Seine Basis misst 3,5 mm, sein sagittaler Durchmesser 4 mm. Hebt man ihn vorsichtig ab, so wird ein tiefer Spalt sichtbar, durch den er vom Vorderhirndache, auf welchem er ruht, getrennt wird.

Dieser Lappen ist das von Beauregard und Sanders als Zirbel aufgefasste Gebilde. Es sei schon hier bemerkt, dass es sich jedoch nur um das Zirbelpolster handelt, wie es die mikroskopische Betrachtung unzweifelhaft ergiebt. Beim Materiale der früheren Autoren war die Epiphyse offenbar in der sie umschliessenden Vertiefung des Schädeldaches hängen geblieben und mit demselben entfernt worden, was bei nicht ganz subtiler Präparation leicht geschieht. Ist aber diese mit der nöthigen Sorgfalt vorgenommen worden, so bleibt das Zirbelbläschen als ein etwas überstecknadelkopfgrosses, bläschenförmiges Gebilde auf der Spitze des Zirbelpolsters sitzen.

Was die Dreieckform des letzteren betrifft, so erklärt sie sich aus dem an ihrem vorderen Ende einwirkenden Zuge der Venae cerebrales anteriores (siehe oben).

e) Vorderhirn und Rhinencephalon.

Als das bemerkenswertheste Characteristicum dieser oralsten Theile des *Ceratodus*-Gehirns drängt sich das eigenartige, von den nächstverwandten Formen bedeutend abweichende Verhalten des mächtigen Riechhirns der Betrachtung auf.

Es ist deshalb nothwendig, in Kürze an die Morphologie von Prosencephalon und Rhinencephalon bei *Protopterus* und *Lepidosiren* zu erinnern, um die bedeutende Abänderung des Bauplanes würdigen zu können, die sich in den entsprechenden Theilen des *Ceratodus*-Hirns äussert[1]).

Bei *Protopterus* zerfällt das gesammte Vorderhirn in zwei wohlgesonderte Hemisphären, deren vorderes Drittel sich durch eine deutliche circuläre Furche abgliedert und bei Untersuchung auf seine histologische Structur hin als das Tuberculum olfactorium erweist. Dieses lässt durch eine Längsstreifung schon äusserlich die in ihm verlaufenden austretenden Olfactoriusfasern erkennen. Nach vorne setzt sich dann das als selbständiges kegelförmiges Gebilde dem Prosencephalon vorgelagerte Tuberculum in den Tractus olfactorius fort, der durch eine auf seiner lateralen Seite tief einschneidende Furche auf kurze Strecke in einen dorsalen und einen ventralen Ast zerlegt wird. Der Tractus olfactorius bleibt aber nicht getrennt, sondern tritt geschlossen in den Bulbus ein, welcher als langgezogener Wulst der Riechschleimhaut anliegt.

Die Hemisphären des Prosencephalons von *Protopterus* sind durch eine mediane Fissur vollständig von einander getrennt und weisen in ihren ventralen Partien je zwei rundliche Ausladungen auf, eine oral-

---

1) Vergl. R. Burckhardt, Das Centralnervensystem von *Protopterus annectens*, Berlin 1892, und J. G. Kerr, The development of *Lepidosiren paradoxa*, Quarterly Journal of Microscopical Science, N. S. Vol. XLVI, p. 417.

wärts gerichtete, die von BURCKHARDT den Namen Lobus postolfactorius erhalten hat, und eine caudalwärts prominirende, die er als Lobus hippocampi bezeichnet.

Bei *Lepidosiren paradoxa* ist nach KERR die Architectur von Vorder- und Riechhirn gegenüber von *Protopterus* nur wenig abgeändert.

Das Tuberculum olfactorium sitzt auch hier dem ventralen Ende der Vorderhirnhemisphäre auf. Wir begegnen aber nicht mehr der vollkommen circulären abgrenzenden Furche, sondern die Abtrennung ist nur in den ventralen Bezirken von einem scharfen Sulcus geliefert, dorsal bloss von einer seichten Depression. Beachtung verdient auch der Umstand, dass der erwähnte ventrale Sulcus nicht, wie bei *Protopterus*, zur Längsaxe senkrecht steht, sondern caudalwärts einschneidet, wodurch das Tuberculum olfactorium, statt dem Vorderhirn einfach vorgelagert zu sein, um ein Weniges auf sein Dorsum nach hinten geschoben erscheint. Dieses Verhalten bahnt den Uebergang an zu den topographischen Beziehungen von Riech- und Vorderhirn, wie wir sie bei *Ceratodus* antreffen werden.

Die drehrunden Tractus olfactorii zeigen keine, auch nur streckenweise Verdoppelung. Die Abgrenzung der Bulbi ist mangelhaft, ihre Entfaltung ziemlich dürftig.

An den Vorderhirnhemisphären finden sich keine dem Lobus postolfactorius und dem Lobus hippocampi von *Protopterus* entsprechenden Vorwölbungen. Die Scheidung des Prosencephalons in seine zwei Hemisphären ist nach einer Abbildung KERR's eine vollständige, dorso-ventral durchgehende, während freilich HYRTL[1]) betont hatte, dass an der Basis die beiden Hälften eine Strecke weit verschmolzen seien.

Bei *Ceratodus* macht uns nun schon der erste Blick auf die dorsale Oberfläche des Gehirns mit den beiden Eigenthümlichkeiten bekannt, welche eine frappante Verschiedenheit von den Verhältnissen bei den Dipneumonen repräsentiren. Denn erstens ist in den dorsalen Theilen die Medianfissur durch einen Gewebestreifen überbrückt, der einen partiellen Zusammenhang zwischen beiden Hemisphären bewerkstelligt. Zweitens aber ist das Tuberculum olfactorium beiderseits über das Dorsum der Hemisphären bis zu deren caudalem Ende gerückt, bedeckt sie somit vollkommen wie eine Kappe, und weist dabei ein solches Volumen auf, dass es als Hirntheil der unter ihm gelegenen Vorderhirnblase beinahe räumlich gleichwerthig erscheint. Die Furche, welche die Abgrenzung von Riech- und Vorderhirn darstellt, verläuft horizontal, während wir sie bei *Protopterus* noch rein vertical, bei *Lepidosiren* etwas gegen die Cerebrospinalaxe geneigt sahen.

Beginnen wir mit der Beschreibung des Lobus olfactorius, unter welchem wir nach GEGENBAUR-scher Nomenclatur Tuberculum, Tractus und Bulbus zusammenfassen. Der histologische Beweis, dass wir es thatsächlich mit diesen Theilen zu thun haben, wird weiter unten erbracht werden.

Die Tubercula olfactoria, welche, wie bereits bemerkt, in der ganzen Längenausdehnung der Vorderhirnhemisphären denselben dorsal aufsitzen, haben an ihrem caudalen, dem Zwischenhirne benachbarten Ende ihre grösste Massenentfaltung. Nach vorne findet dann bis zum Uebergange in die Tractus eine ganz allmähliche Verjüngung statt. Der dadurch bedingten Keulenform dieser Theile hat BEAUREGARD durch deren Bezeichnung als „cuisses du rhinencéphale" Ausdruck zu geben versucht. — Es ist bereits des Umstandes Erwähnung geschehen, dass die laterale Grenzfurche zwischen dem Tuberculum olfactorium und der Vorderhirnblase horizontal verläuft. Ob es sich bei frischen Gehirnen thatsächlich um einen so scharf ausgeprägten Sulcus handeln möge, bezweifelten wir anfangs mit WILDER, da bei der ausserordentlichen Weite der Ventricularhöhlen die Schrumpfung in der Conservirungsflüssigkeit selbst unbeträchtliche Irregularitäten der Wandungen bedeutend stärker zum Ausdrucke bringen kann; später konnten

1) J. HYRTL, *Lepidosiren paradoxa*, Leipzig 1890.

wir uns aber an Macerationspräparaten überzeugen, dass diese tiefe seitliche Furche kein Kunstproduct sein kann, da ihr eine scharf einschneidende Duplicatur der Pia entspricht.

Der Uebergang der Tubercula olfactoria in die Tractus vollzieht sich in der Frontalebene des Vorderendes des Prosencephalons. Die Divergenz der beidseitigen Tracte ist zwar eine mässige und bleibt hinter den eigentlichen Bifurcationen, wie wir sie z. B. bei Selachiern finden, weit zurück. Dennoch kommt zwischen beiden Tractus dadurch eine beträchtliche Entfernung zu Stande, dass ihre Abgangsstellen von der gemeinsamen Masse des Vorderhirns und der Tubercula 6 mm auseinanderliegen. So schliessen sie eine Bucht ein, die als Incisura interolfactoria bezeichnet sein mag und von der wir bereits sahen, dass sie den caudalen Abschluss des von Venenstämmen durchzogenen Präcerebralraumes bildet.

Ursprünglich drehrund, schwellen nach vorne die Tractus olfactorii rasch zu den Bulbi an. Eine deutliche Furchung lässt schon makroskopisch die Zusammensetzung aus Längsbahnen errathen, während Tubercula und Bulbi des Oberflächenreliefs entbehren. Keine laterale Furche ist zu erkennen, noch weniger kommt es, wie bei *Protopterus*, streckenweise zu einer Zweitheilung des Tractus olfactorius.

Die Fila olfactoria und die Art ihres Ansatzes an die Nasenkapseln sind im topographischen Abschnitte bereits beschrieben worden.

Zwischen den beiden Tubercula olfactoria sehen wir in der Dorsalansicht in der ganzen Länge des Vorderhirns ein flaches, bandförmiges, bereits von SANDERS abgebildetes Gebilde verlaufen, welches von hinten nach vorne an Breite bedeutend abnimmt. Rostral reicht es bis an die Incisura interolfactoria; caudal ist kein scharfer Abschluss vorhanden, sondern die Ränder des Gebildes setzen sich als schmale Bänder zu beiden Seiten der Zirbelpolsters bis gegen die hintere Grenze des Mittelhirns fort. Um nicht über seine Natur zu präjudiciren, bezeichnen wir es rein morphologisch und topographisch als Lingula interolfactoria. Möglich, dass das in allen unseren Präparaten und denen der früheren Untersucher vorhandene scharfe Hervortreten dieses Gebildes zum Theil auf postmortale Schrumpfung zurückzuführen ist. Immerhin ist ein Festhalten an der Betrachtung als besonderen Theil des Vorderhirns schon dadurch durchaus indicirt, dass, wie weiter unten dargethan werden soll, wir es im Gegensatz zu dem anliegenden Theile nicht mit Nervenparenchym, sondern mit Plexusgewebe zu thun haben — ganz abgesehen davon, dass hier die mechanischen Bedingungen zur Entstehung arteficieller Oberflächengestaltung bei weitem nicht so günstig liegen, wie bei der horizontalen Grenzfurche der Tubercula olfactoria.

Durch die Lingula interolfactoria kommt die dorsale Vereinigung der beiden Vorderhirnhemisphären zu Stande, somit der Mangel einer dorsalen Medianfissur. Ventral findet sich dagegen eine solche vor; sie schneidet tief zwischen den beiden Hemisphären ein. Letztere stellen sich dar als mächtige, seitlich etwas abgeplattete, eiförmige, eng an einander geschlossene Gebilde, an welchen keine Andeutung der bei *Protopterus* von BURCKHARDT namhaft gemachten besonderen Lappen sich vorfindet.

Folgende Zahlen mögen noch über die Grössenverhältnisse am Vorder- und Riechhirne orientiren:

Länge einer Vorderhirnhemisphäre	20	mm
Breite „ „	7,5	„
Länge eines Tuberculum olfactorium	15	„
Breite „ „ „	6	„
Breite der Lingula interolfactoria an ihrem oralen Ende	2	„
„ „ „ „ am hinteren Ende des Vorderhirns	3,5	„
Höhe des Gesammtvorderhirns (Hemisphäre + Tuberculum olfactorium)	15	„
Länge eines Tractus olfactorius	10	„

Länge eines Bulbus olfactorius	13 mm
Breite „ „ „	9 „
Breite der Incisura interolfactoria	6 „
Abstand Incisura interolfactoria — Epiphyse	11,5 „

B. Die Gehirnhöhlen.

a) Der 4. Ventrikel.

Im Gegensatze zu *Protopterus* und *Lepidosiren* hat bei *Ceratodus* die Rautengrube eine Decke von sehr starker Ausbildung. Nur über dem Calamus scriptorius, im Bereiche der bei der äusseren Morphologie geschilderten rundlichen Fensterung, deren hinterer Abschluss durch die Rautenlippen geliefert wird, wird das Tectum bloss durch ein äusserst dünnes, lamellöses und sehr zerreissliches Bläschen geschlossen.

Wird nun dieses Velum medullare posterius an seinem, ja auch von aussen deutlich erkennbaren, Ansatze vom basalen Abschnitte des Rautenhirns abgetrennt und von seiner ventralen Seite betrachtet, so zeigt es sich, dass ihm eine recht complicirte Structur zukommt.

An der vorderen Spitze der „Apertura ventriculi quarti“ beginnt nämlich ein medianes, schmales, flaches Band, welches, die Unterfläche des Rautenhirndaches halbirend, sich rostralwärts beinahe bis zum vorderen Ende des Velums erstreckt. An dieser Stelle (1 mm hinter der Hinter- und Nachhirn scheidenden dorsalen Querfurche) findet eine Bifurcation dieser „Taenia veli“ statt, so dass ihre beiden Ausläufer in schräger Richtung zu den zwei oben beschriebenen, das Cerebellum überbauschenden Ausstülpungen (Recessus antero-laterales) tendiren, in deren Tiefe sie ihr Ende finden. Zu beiden Seiten sowohl des medianen Bändchens, als seiner divergirenden Ausläufer reihen sich nun, wie die Fiedern eines Blattes, parallel gestellte Kämme mehr oder weniger rechtwinklig an, zwischen welchen tiefe, quergestellte Krypten sich einsenken. Am Ansatze des Velums an das basale Rautenhirn hören die Kämme in einer Linie von sägeartig auslaufenden Zacken auf.

Durch diese hochdifferenzirte Structur erhält das Rautenhirndach eine bedeutende Dicke. Es sei schon hier bemerkt, dass die histologische Untersuchung eine äusserst reichliche Vascularisation dieser Kämme und Leisten ergiebt. Eine ähnliche, jedenfalls auf eine ungeheure Oberflächenvergrösserung hinauslaufende Structur bietet das Nachhirndach aller primitiven Selachier, z. B. *Scymnus lichia*, dar. Man kann sich der Analogisirung mit dem Baue der Ora serrata des Auges nicht erwehren, wobei auch an eine functionelle Aehnlichkeit (Secretion von Liquor cerebrospinalis, bezw. von Kammerwasser) zu denken ist.

Was den Boden der Rautengrube betrifft, so zeichnet er sich (wie bei zahlreichen Selachiern und bei den dipneumonen Dipnoern) durch seine bedeutende Breite und Flachheit aus. In den caudalen zwei Dritteln bleibt der Transversaldiameter ziemlich constant (ca. 4 mm), nimmt er aber dann oralwärts rasch zu, um in der Gegend der Recessus antero-laterales 8 mm zu erreichen.

Die Bodenconfiguration ist folgende: im ganzen Bereiche der Rautengrube findet sich eine Medianfurche die, in den hinteren zwei Dritteln der Grube nur schwach einschneidend und lineär, im vorderen Drittel sich bedeutend vertieft, dabei eine Breite von 0,3 mm erreicht und wallartig aufgeworfene Ränder aufweist. Zu beiden Seiten des Sulcus medianus verlaufen, die hinteren Längsbündel begrenzend, 2 seichtere Furchen, die eigentlich nur in den hinteren Partien gut erkennbar sind, vorne aber durch die Wulstung der Ränder des Sulcus medianus verwischt werden.

b) Hinterhirn- und Mittelhirnhöhle.

Der Einblick, der durch seitliches Aufschlitzen in diese Theile des Neuralrohres gewonnen wird, lässt deren ganz bedeutende Geräumigkeit erkennen. Was das Mesencephalon anbelangt, so ist auch bei den dipneumonen Dipnoern sein Cavum, WILDER's Mesocoele, sehr weit, besonders im dorso-ventralen Durchmesser. Dagegen ist die Hinterhirnhöhle, die Epicoele, bei ihnen sehr schwach entwickelt, ja aus der BURCKHARDT'schen Monographie des *Protopterus*-Gehirns geht hervor, dass im Bereiche des Cerebellums die Hirnhöhle eine förmliche Einschnürung erfährt. Demgegenüber stellt die auffallende Höhe des Hinterhirncavums von *Ceratodus* Verhältnisse dar, wie sie denen vieler Selachier (z. B. *Scymnus*) nahe kommen. Dabei muss noch hervorgehoben werden, dass sich dies weite Cavum im Bereiche des Kleinhirns nicht etwa hauptsächlich auf die geringe Dicke der dorsal gelegenen Hirntheile zurückführen lässt, wie dies beim Mittelhirne der Fall ist, wo das schon an den Lobi optici gering entwickelte Dach in der Medianzone zu einer äusserst dünnen Lamelle wird. Im Gegentheil, die Hinterhirndecke zeigt [wie bei den Stören — vergl. JOHNSTON [1]] in der Sagittalrichtung eine stark gegen das Cavum prominirende wulstige Verdickung, gleichsam als Compensation der geringen dorsalwärts gerichteten Entfaltung seiner Oberfläche. Bei der Besprechung der histologischen Befunde werden wir uns mit diesem „Torus medianus cerebelli" näher zu beschäftigen haben. Er verläuft nicht vollkommen horizontal, sondern sein Kamm hat eine deutliche, ventralwärts gerichtete Concavität. Dadurch wird sein vorderes Ende dem Boden des Hinterhirns genähert, und kommt es beim Uebergange zum Mittelhirne zu einer, wenn auch nicht beträchtlichen, verticalen Einengung des Lumens. Da auch von aussen zwischen Cerebellum und Lobi optici ein tiefer Transversalsulcus einschneidet, so stellt sich uns die, im Bauplane des Gehirns so constante, als Valvula bezeichnete Faltenbildung des Hirndaches zwischen Hinter- und Mittelhirn recht deutlich dar. An der Spitze der Falte hört der Torus medianus cerebelli mit einer rundlichen, knolligen Verdickung auf.

Das Dach der Mesocoele ist dagegen höchst einfach und zeigt eine blosse kuppelförmige, oralwärts stärker abschüssige Wölbung. Von der paarigen Anlage der Lobi optici und von medianer Trennung ist von der Ventralseite der Mittelhirndecke aus nichts zu bemerken.

Ebenso einfach ist die Bodenconfiguration im Bereiche beider Hirnabschnitte. Der Hinterhirnboden steigt, leicht rinnenförmig ausgehöhlt, sanft an, bis zum Uebergange in den Mittelhirnboden. Dieser vollzieht sich durch eine schwache, transversale, wallartige Erhebung, der Andeutung des Sulcus interencephalicus. Der Boden des Mesencephalons ist glatt und horizontal.

c) Zwischenhirn- und Vorderhirnhöhle. Verhältnisse der Plexus chorioidei.

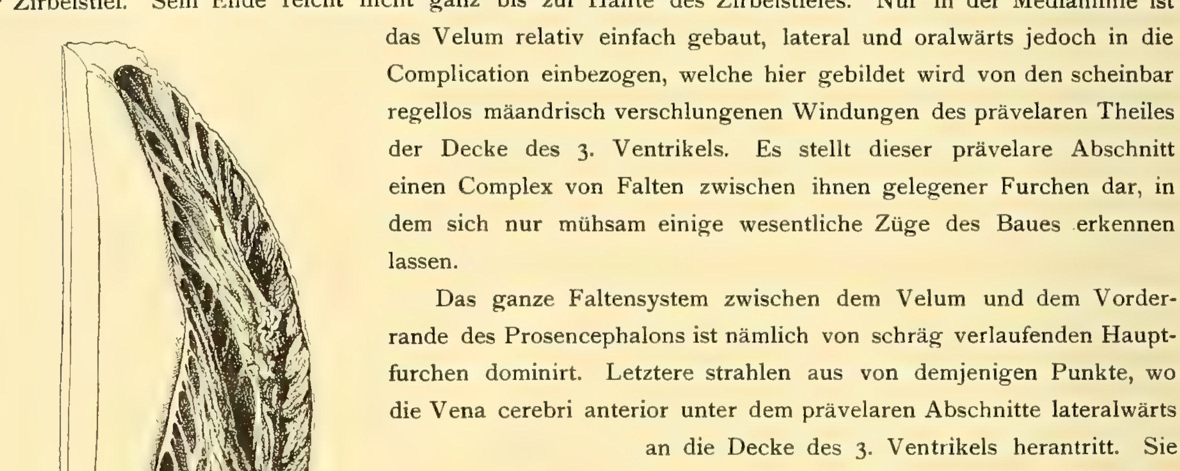
Um die Verhältnisse der Decke des 3. Ventrikels und des Vorderhirns zu verstehen, müssen wir sie uns sowohl durch verschiedenartige makroskopische Präparation deutlich zu machen suchen, als auch durch gleichzeitige Berücksichtigung der Quer- und Längsschnittbilder. Man betrachte deshalb gleichzeitig unsere Abbildungen: Textfig. 3 u. 10, Fig. 1—3 auf Taf. XLII (Seitenansicht der Decke des 3. Ventrikels; Medianschnitt; Längsschnitt; Querschnitt).

Die beste Methode, die complicirten Verhältnisse dieser Gegend makroskopisch klarzulegen, besteht darin, dass man bei einem Alkoholexemplar dem seitlichen Contour des Zwischen- und Vorderhirns entlang schneidet und dadurch die dorsale von der ventralen Hälfte entfernt. Sodann legt man einen Schnitt an, welcher, parallel dem Medianschnitte, durch die Decke des 3. Ventrikels und die dorsale Wölbung des Vorderhirns läuft; dadurch wird die laterale Ansicht der gesammten Partie blossgelegt.

1) J. B. JOHNSTON, The brain of *Acipenser*, Zool. Jahrb., Abth. f. Anat., Bd. XV, 1901.

Gegen das Mittelhirn werden der 3. Ventrikel und seine Decke abgeschlossen durch die Commissura posterior. Ein kurzes Schalstück bildet die Verbindungsstelle bis zum Ursprung des Zirbelstieles, in welchen eine Oeffnung von ca. 0,25 mm Breite hineinführt. Vor dem Zirbelstiele zieht querüber eine wohlausgebildete Commissura superior, die sich alsbald lateralwärts in den Wandungen des Zwischenhirns verliert. Vor ihr senkt sich ein Raum ein, der, länglich-ovoid, von der Grösse eines Apfelkernes, dorsalwärts verläuft, von einer medialen Lamelle durchfurcht wird und an dessen Spitze, von der dorsalen Seite in eine kleine Grube eingesenkt, die Zirbel zu liegen kommt. Dieser Raum ist jedoch in der ventralen Ansicht (Textfig. 3) nicht ganz zu sehen, sondern wird theilweise bedeckt von dem ungefähr über sein letztes Drittel hinziehenden Bogen, den das Velum bildet.

Dieses verläuft von schräg dorsal-caudalwärts, fast parallel, aber in entgegengesetzter Richtung wie der Zirbelstiel. Sein Ende reicht nicht ganz bis zur Hälfte des Zirbelstieles. Nur in der Medianlinie ist das Velum relativ einfach gebaut, lateral und oralwärts jedoch in die Complication einbezogen, welche hier gebildet wird von den scheinbar regellos mäandrisch verschlungenen Windungen des prävelaren Theiles der Decke des 3. Ventrikels. Es stellt dieser prävelare Abschnitt einen Complex von Falten zwischen ihnen gelegener Furchen dar, in dem sich nur mühsam einige wesentliche Züge des Baues erkennen lassen.



Das ganze Faltensystem zwischen dem Velum und dem Vorderrande des Prosencephalons ist nämlich von schräg verlaufenden Hauptfurchen dominirt. Letztere strahlen aus von demjenigen Punkte, wo die Vena cerebri anterior unter dem prävelaren Abschnitte lateralwärts an die Decke des 3. Ventrikels herantritt. Sie breiten sich dann über beide mediale Wände des Vorderhirns aus, getrennt von 3 grossen Hauptfurchen, zwischen denen fächerförmige, unregelmässige Faltensysteme verlaufen. Das mittlere dieser Faltensysteme biegt dann lateralwärts in den Rand der Lingula um.

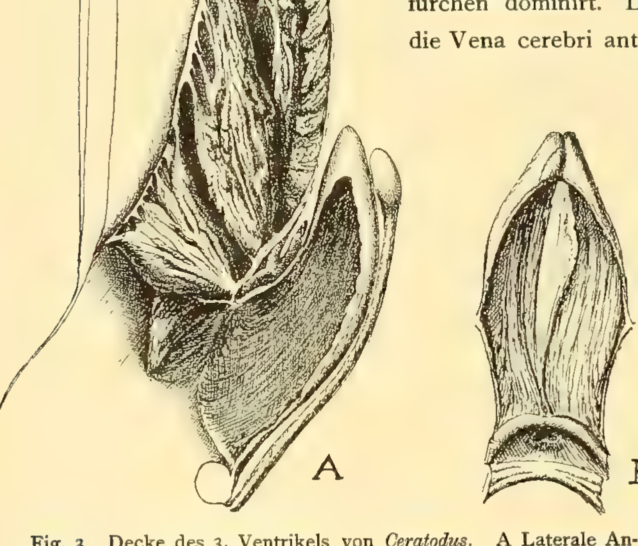


Fig. 3. Decke des 3. Ventrikels von *Ceratodus*. A Laterale Ansicht mit dem linken Theil der Lingula interolfactoria und dem rechten des Zirbelpolsters. B Ventrale Ansicht des Zirbelpolsters. 6-fach vergr.

Auch von diesem Rande aus gehen nochmals besondere Faltensysteme, die theilweise zu den erstgenannten sich in complicirter Weise in Beziehung setzen und in ihrem Ursprunge ähnliche Zackenlinien bilden, wie wir sie vom Rande des 4. Ventrikels her kennen. Von der Lateralseite betrachtet (Textfig. 3), besitzt das ganze Gebilde einen sichelförmigen Gesammtcontour, und zwar so, dass der convexe Bogen der Medianlinie der Lingula entspricht. Der concave verläuft nur etwas durch die hintersten der velaren Faltensysteme ausgerandert, und greift so wenig tief zwischen die Hemisphären herein, dass die Sichel an ihrer breitesten Partie höchstens $^1/_3$ der Gesammthöhe des Vorderhirns erreicht.

Bei genauerem Zusehen erweist sich die Lingula als ein Bezirk, der nur scheinbar unpaarig ist. In Wirklichkeit ist er, wie aus der Beiziehung von Querschnittsbildern und aus Textfig. 1 erhellt, an seiner

Oberfläche durch mäandrisch in einander greifende traubenartige Divertikel zusammengesetzt. Diese Divertikel sind unter sich durch Bindegewebe verbunden, und nur dadurch kommt der Eindruck zu Stande, als ob die Lingula ein unpaariges Gebilde sei. In Wirklichkeit reicht zwischen ihren beiden Blättern Bindegewebe, das reich vascularisirt ist, bis auf den unteren Rand der Sichel hinab.

Am erwachsenen Hirn lässt sich ein Recessus neuroporicus nicht mehr genau feststellen, indem der ganze vordere Theil so stark durch die Faltensysteme in Mitleidenschaft gezogen ist, dass die Einfachheit der ursprünglichen Verhältnisse stark getrübt wird. Es lässt sich immerhin zeigen, dass die Venen, welche bei anderen Fischen zum Recessus neuroporicus zu treten pflegen, am rostralen Rande der Lingula in derselben Weise eintreten wie bei den Formen mit wohlerhaltenem Recessus neuroporicus. Diese Venen sahen wir sich durch den Präcerebralraum spannen.

C. Die Ursprungsverhältnisse der Gehirnnerven.

Wie in den Vorbemerkungen betont, liegt es nicht im Rahmen dieser Arbeit, auf den peripheren Verlauf, die Verbreitung und Verzweigung der Gehirnnerven von *Ceratodus*, über welche schon Beauregard, Sanders, van Wijhe[1]), Spencer[2]) und K. Fürbringer[3]) Angaben gemacht haben, einzugehen. So wenig wir jedoch bei der Besprechung des Situs cerebri von der Betrachtung des intracraniellen Verlaufes der Kopfnerven abstrahiren konnten, können wir es unterlassen, in Kürze die Art des Austrittes der einzelnen Stämme aus dem Centralorgane zu schildern.

Die Optici entspringen an der Basis des Gehirns, am Uebergange von Prosencephalon in Diencephalon, kurz vor dem Abgange des Trichters, und zwar als 2 getrennte Stämmchen zu beiden Seiten der Mittellinie, nahe an einander gerückt, doch ohne dass es möglich ist, von einem äusserlich sichtbaren Chiasma zu sprechen.

Bei *Protopterus*, wo die Verhältnisse gleich liegen, da die Kreuzung der Sehnervenfasern innerhalb der Gehirnsubstanz erfolgt, hat Pinkus[4]) die Kreuzung durch Maceration makroskopisch sichtbar machen können, da die verdünnten Theile der Gehirnbasis viel leichter zerreissen als der starke Strang der Optici. Bei seinem Austritte misst der Opticusstamm des *Ceratodus* 0,75 mm Breite.

Der Abgang des Oculomotorius, eines dünnen Stämmchens von nur 0,35 mm Dicke, erfolgt seitlich an der Basis des Mittelhirns, dicht caudal am Infundibulum. Es ist dasselbe Stämmchen, das bereits Beauregard gesehen und bis zu einem seiner Endausläufer im Musculus rectus superior verfolgt hat.

Die Existenz der Trochleares bei *Ceratodus* hat erst Sanders durch mikroskopische Auffindung seines intracerebralen Verlaufes feststellen können. So wenig wie die früheren Untersucher hatte er ihn makroskopisch sehen können, da der äusserst dünne, fadenförmige und sehr zerreissliche Nerv der Präparation die äusserste Schwierigkeit entgegensetzt. Wir sind darin glücklicher gewesen, denn bei der Präparation des einen Alkoholexemplares zum Horizontalsitus liess sich der Trochlearis in seinem Austritt und in seinem Verlaufe durch Schädelhöhle und Alisphenoidknorpel sehr deutlich darstellen (siehe Textfig. 1). Der Abgang des nur ca. 0,2 mm dicken Nervenfadens erfolgt dorsal-lateral aus der Tiefe der Mittelhirn und Kleinhirn trennenden Furche, also genau so, wie es bei *Protopterus* Burckhardt gefunden und abgebildet hat. Ebenfalls bei *Protopterus* hat dann Pinkus den Verlauf bis zum Eintritte des Obliquus superior verfolgen können.

1) van Wijhe, Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von *Ceratodus*. Niederl. Archiv f. Zoologie, Bd. V, Heft 3, 1882.

2) W. B. Spencer, Contributions to our knowledge of *Ceratodus*. Maclay Memorial Volume, Part I.

3) K. Fürbringer, Beiträge zur Morphologie des Skeletes der Dipnoer, Semon, Zool. Forschungsreisen 1904 und: Notiz über einige Beobachtungen am Dipnoerkopf, Anat. Anz., Bd. XXIV, 1904.

4) F. Pinkus, Die Hirnnerven des *Protopterus annectens*. Morphol. Arb., Bd. IV, Heft 2.

Eine sehr starke Entwickelung erreichen bei *Ceratodus* die Stämme des fünften Hirnnervenpaares. Es treten am Uebergange des basalen Theiles des Nachhirns in denjenigen des Hinterhirns, also in der Brückengegend, 2 mächtige, dicht an einander geschmiegte Wurzeln lateral-ventral aus den Gehirne aus. Die oral gelegene ist die beträchtlichere, erreicht sie doch ein Caliber von 1,3 mm. Sie setzt sich in einen Nerven fort, der dem Ramus ophthalmicus trigemini entspricht. Die hintere hat eine Dicke von 0,9 mm und geht in einen Nervenstrang über, der, wie aus der Präparation seines ganzen Verlaufes durch SANDERS hervorgeht, den Rami infra- und supramaxillaris trigemini correspondirt. Während von aussen die Trennung in 2 Trunci schon beim Austritte aus dem Gehirne ganz scharf ist, dürfte doch auf eine kurze Strecke eine Verbindung zwischen den beiden bestehen. Eine auf dieser Strecke bemerkbare leichte, oral-ventral gelegene Anschwellung des vorderen Truncus darf, wie es die mikroskopischen Bilder beweisen, als Ganglion angesprochen werden. Die Angaben der bisherigen Autoren weichen in diesem Punkte sehr auseinander. BEAUREGARD hat das Vorhandensein eines Ganglions am Trigeminus in Abrede gestellt, SANDERS von einem an der vorderen Wurzel gelegenen GASSER'schen Ganglion gesprochen. Bei *Protopterus annectens*, dessen Kopfnervensystem, soweit wir die Verhältnisse übersehen können, im Allgemeinen die weitestgehende Uebereinstimmung mit demjenigen von *Ceratodus* aufweist, liegen beim Trigeminus nach PINKUS' Schilderung die Verhältnisse deutlicher: 2 ab origine getrennt erscheinende Wurzeln gehen bald in eine sehr deutliche Ganglienbildung auf, aus welcher dann wieder, in der Fortsetzung der beiden Wurzeln, 2 Nervenstämme austreten, deren vorderer dem Augenaste, deren hinterer den vereinigten Ober- und Unterkieferästen entspricht.

Den Facialis sahen wir, in Uebereinstimmung mit SANDERS, aus einer einzigen Wurzel (Kaliber: 1 mm) dicht hinter dem Trigeminusursprunge entstehen, ohne dass sich Verbindungen mit Trigeminus- oder Acusticuswurzeln ergeben hätten. Nach PINKUS liegen bei *Protopterus* die Verhältnisse nicht ebenso einfach, wie es BURCKHARDT angenommen hatte; vielmehr vindicirt er, unter Beiziehung verschiedener, von BURCKHARDT dem Acusticus zugeschriebener Wurzeln, dem Facialis eine sehr complexe Zusammensetzung aus 5 Ursprüngen.



Fig. 4. Rechte Unterseite der Medulla oblongata mit den Nervenaustritten. 4-fach vergr.

Der Abgang des Acusticus findet gleich caudal von demjenigen des Facialis statt, in dem Winkel, den letzterer mit der Glossopharyngeuswurzel bildet. Er repräsentirt einen mächtigen Strang von 1,4 mm Dicke, an dem jedoch beim Austritte eine Zusammensetzung aus 4 Zügen, einem stärkeren und 3 dünneren, erkennbar ist. Der noch in der Schädelhöhle erfolgenden Verzweigung dieses Stammes ist bei Besprechung des Situs cerebri bereits gedacht worden.

Von den bisherigen Bearbeitern des *Ceratodus* konnte der Abducens nicht gefunden werden — mit Ausnahme von VAN WIJHE, der alle 3 Augenmuskelnerven präparatorisch darstellte, es aber unterliess, sie bis zum Gehirne zu verfolgen. Bei *Protopterus* hat ihn BURCKHARDT zuerst aufgefunden und in demselben Querschnitte abgebildet, in welchem eine grosse Zahl von Acusticuswurzeln austreten. Schon hier verläuft der Abducens innerhalb der Medulla oblongata — nicht gerade, sondern mit einer seitwärts gerichteten Ausbiegung, die auf eine Verdrängung der Wurzeln durch die cerebrospinalen Bahnen schliessen lässt. PINKUS hat diesen Befund bestätigt. — Bei *Ceratodus* nun finden wir den Abducens sehr schwach ausgebildet, etwa 0,1 mm stark; hier tritt er in ganz unerwarteter Weise nicht nur ventral vom Acusticusursprung, sondern caudal hinter diesem aus, so dass man auf den ersten Blick glaubt, eine Acusticuswurzel vor sich zu haben und den Abducens zu vermissen (siehe Textfig. 4). Dieses abnorme Verhalten findet seine Erklärung darin, dass die basale Schwarte,

welche mit ihren Rändern sogar auf die Acusticusaustritte übergreift, das feine Aestchen des Abducens lateralwärts verdrängt. Für seine Deutung als Abducens spricht denn auch sein Verlauf, indem es nicht nach dem Acusticus hingerichtet ist, sondern seinen Durchtritt an der Limitans externa überquert und oralwärts verläuft, wahrscheinlich um, wie bei *Protopterus*, sich dem Ramus ophthalmicus anzuschliessen.

Der Ursprung der Vagusgruppe geschieht zu beiden Seiten des Rautenhirnbodens aus 5 deutlich getrennten Wurzeln, die in einer von vorn-ventral nach hinten-dorsal leicht ansteigenden Linie geordnet sind. Da sich die vorderste dieser Wurzeln in einen dem Vagusstamme zwar eng angeschlossenen, jedoch von ihm deutlich getrennten Nerven fortsetzt, so kann füglich von einem Glossopharyngeus gesprochen werden. Seine Wurzel hat eine Breite von 0,75 mm. Die 4 Vaguswurzeln messen je 0,5 bis 0,7 mm.

Was die nun weiter caudalwärts sich anreihenden Nervenaustritte anbelangt, so sind es die Wurzeln jener Nervenstämme der hintersten Kopfsegmente, die FÜRBRINGER [1]) mit dem Namen Spino-occipitalnerven belegt und, in ihrem motorischen Theile, als die Vorläufer des Hypoglossus der höheren Wirbelthiere bezeichnet hat, und weiterhin diejenigen der oralsten Spinalnerven. Nach SANDERS würden nur die beiden vordersten der ganzen Reihe dem Hypoglossus zuzuweisen sein, was mit der Feststellung PINKUS' bei *Protopterus* in Einklang steht. Spino-occipitale und cervicale Nerven entstehen aus schlanken, dorsalen und ventralen Wurzeln von ca. 0,3—0,35 mm Dicke.

D. Die Arterien des Gehirns (siehe Textfig. 5).

Bei der Beschreibung des arteriellen Gefässsystems irgend welches Fischgehirns ist es noch heute nothwendig, sich als Muster und Vergleichsobject die klassischen Studien über die Gehirnschlagadern der Rochen und Haie vor Augen zu halten, welche bereits 1858 und 1872 HYRTL [2]) in äusserst einfacher, präciser und erschöpfender Weise geliefert hat. So kamen uns auch bei der Betrachtung des relativ recht

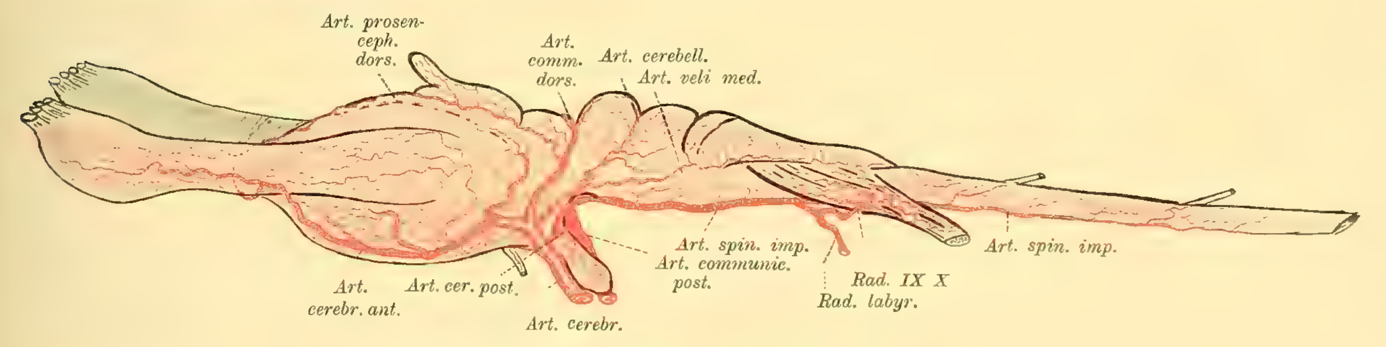


Fig. 5. Arterien des Gehirns von links. 2-fach vergr.

complicirten cerebralen Arteriensystems von *Ceratodus* HYRTL's Arbeiten sehr zu Statten, indem sich die von HYRTL beschriebenen Hauptstämme unschwer nach den von ihm gegebenen topographischen Kriterien auch bei unserem Fische finden liessen und so die Orientirung bedeutend erleichterten. Selbstverständlich wurden auch für diese Arterien, deren Homologie sich von selbst ergab, die HYRTL'schen Benennungen beibehalten. Im Uebrigen sind aber die kleineren Aeste nach ihrer Lage oder dem hauptsächlich von ihnen versorgten Gehirntheile bezeichnet worden.

1) M. FÜRBRINGER, Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift für KARL GEGENBAUR, 1897.

2) J. HYRTL, Das arterielle Gefässsystem der Rochen. Abh. d. Wien. Akad., Bd. XV, 1858. — Ders., Die Kopfarterien der Haifische. Denkschr. d. Wien. Akad., Bd. XXXII, 1872.

Die Arteria cerebralis oder carotis interna zieht zu beiden Seiten von Hypophyse und Trichter bis zur Basis des letzteren, wo sie sich in 2 ziemlich bedeutende Hauptäste gabelt, nachdem schon vorher 3 dünnere Gefässchen von ihr abgegangen. Es sind also im Ganzen 5 Aeste der Carotis aufzuzählen:

1) Art. communicans posterior. Sie stellt eine kurze, caudal dem Infundibulum aufliegende Anastomose zwischen den beiderseitigen Carotiden dar, zugleich aber auch zwischen dem Carotiden- und dem Spinalarteriensysteme, da sie in der Mitte ihres Verlaufes die Arteria spinalis impar aufnimmt. Eine vordere Art. communicans, oral vom Infundibulum gelegen, existirt nicht, so dass also der Circulus arteriosus Willisii, wie wir ihn bei höheren Vertebraten kennen, nicht zur Ausbildung gelangt. — Von der Arteria communicans posterior aus erfolgt die Gefässversorgung der Hypophyse durch ein eigenes medianes Aestchen.

2) Art. nervi optici. Ein feiner Arterienzweig geht ungefähr in der gleichen Höhe wie die Art. communicans posterior vom Carotisstamme ab und tritt zum Sehnerven.

3) Art. cerebri posterior. Kurz vor ihrer Endgabelung entsendet die Carotis den sofort caudalwärts sich wendenden mittelstarken Ast, welcher die Versorgung der dorsalen Bezirke der hinteren Gehirnabschnitte übernimmt. Lateral von der basalen Mittelhirnpartie theilt sich diese hintere Gehirnarterie in:

a) die Art. cerebellaris; diese wendet sich dorsalwärts und legt sich in die Kleinhirn und Mittelhirn trennende Furche; ihre Aestchen vertheilen sich vornehmlich auf der Kleinhirnoberfläche, versorgen jedoch auch die caudalen Partien des Mesencephalons;

b) die Art. veli medullaris. Indem sie die Richtung der Art. cerebri posterior einhält, gelangt sie zum Rautenhirne und verläuft dort am lateralen Ansatze des Tectum ventriculi IV an die basalen Partien. Ihre Aestchen vertheilen sich auf das Velum medullare entsprechend dessen bereits beschriebenem Trabecularrelief. Ein etwas stärkerer Ast ramificirt sich im Bereiche des Recessus antero-lateralis des Rautenhirndaches.

4) Art. cerebri intermedia. Dieser eine Endast der Carotis steigt von der Bifurcationsstelle aus, nur schwach caudalwärts gewendet, bis zur hinteren Circumferenz des Zwischenhirndaches empor, wo er sich in 2 Rami gabelt. Letztere sind:

a) Art. communicans dorsalis. Sie geht in der Furche, welche Zwischen- und Mittelhirn scheidet, zur Medianlinie, wo sie sich mit dem entsprechenden Aste der antimeren mittleren Gehirnarterie zu einer Anastomose vereinigt. Ein kleiner Zweig geht von ihr zum Vorderrande des Mittelhirndaches, ein anderer zum Zwischenhirndache.

b) Art. prosencephali dorsalis. Sie verläuft zuerst zu beiden Seiten von Zwischenhirndach und Zirbelpolster, sodann längs der Lingula interolfactoria nach vorne, tritt an der Incisura interolfactoria auf die mediale Seite des Tractus olfactorius über, dem entlang sie zieht, um an der medialen Oberfläche des Bulbus olfactorius sich in ihre terminalen Ramificationen aufzulösen. Unterwegs versorgt sie durch zahlreiche feine Aestchen das Zirbelpolster, die Epiphyse und die Lingula.

5) Art. cerebri anterior. Dieser mächtigste Ast der Carotis wendet sich sofort den basalen Partien des Vorderhirns zu, um lateral von der Hemisphäre und weiterhin vom Tractus olfactorius nach vorne zu ziehen. Seine Endverzweigungen überziehen die laterale Oberfläche des Bulbus olfactorius. Am Uebergange des Tuberculum olfactorium in den Tractus zieht ventral von letzterem eine Anastomose zur Endstrecke der Art. prosencephali dorsalis durch. Im Uebrigen giebt die Art. cerebri anterior 4 Aeste ab, welche Tuberculum olfactorium und Vorderhirnhemisphären vascularisiren und die in dorsaler Richtung abgehen.

a) Ramus primus. Er verbreitet sich über die hintere Circumferenz des Tuberculum olfactorium.

b) Ramus secundus. Dem ersten Aste ungefähr parallel gelangt er, lateral an der Vorderhirnblase emporsteigend, etwas weiter oralwärts zum Tuberculum und spaltet sich in 2 Längsäste, die über das Tuberculum hin nach vorne ziehen.

c) Ramus tertius. Er tritt ungefähr an die Mitte der Hemisphäre heran, nach vorne und hinten zahlreiche Aestchen an diese abgebend.

d) Ramus quartus. Schwächer als die bisherigen, verzweigt er sich in ähnlicher Weise in der Nähe des vorderen Hemisphärenpoles.

Wesentlich einfacher gestaltet sich die Vertheilung der Aeste der Spinalis impar. Ihr Stamm verläuft in der Mittellinie der Gehirnbasis bis zur Hinterfläche des Trichters, wo, wie schon erwähnt, die Vereinigung mit der Communicans posterior erfolgt. Auf dieser ganzen Strecke verdient das Gefäss die ihm von Hyrtl beigelegte Bezeichnung „impar", da nicht, wie bei den meisten Selachiern z. B., streckenweise Verdoppelungen der Arterie sich finden.

Abgesehen von der Versorgung der basalen Theile von Mittel-, Hinter- und Nachhirn durch feine Aestchen und der Abgabe ebensolcher an die austretenden Gehirnnerven, ist nur ein mächtigerer Ast der Spinalis hervorzuheben, welcher sie an der Basis des Rautenhirns verlässt, um sich bald in 2 ebenfalls noch ziemlich beträchtliche Zweige zu gabeln; der erste derselben tritt durch den Meatus acusticus internus in das Labyrinth ein, der andere liefert die feinen Arterien, welche die Stämme der Vago-Glossopharyngeusgruppe begleiten.

Sowohl bei den Aesten der Spinalis impar als auch bei der gesammten Ramification der Carotis fällt eine deutliche Verschiedenheit in der Abgangsweise der hauptsächlichen Gefässstämme auf: Während in den rostralen Partien die letzteren alle mehr oder weniger senkrecht von den longitudinalen Arterien sich abzweigen, wird caudalwärts der Abgangswinkel immer spitzer. Wir sehen hierin einen neuen Indicator für stattgehabte Wachsthumsverschiebungen, wie wir sie schon durch verschiedene andere morphologische Eigenthümlichkeiten angedeutet fanden.

IV. Histologisches.

A. Cerebellum.

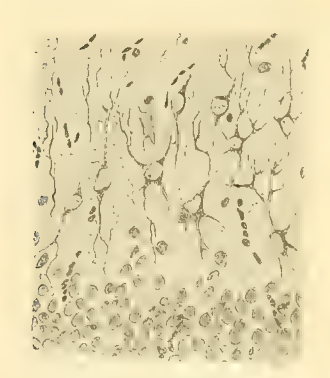
Bei histologischer Betrachtung erweist sich das Kleinhirn von *Ceratodus* als ein Organ von weitgehender Differenzirung der cellulären Elemente, wobei sein Aufbau die für das Cerebellum der unteren Wirbelthierklassen charakteristische Stratification erkennen lässt.

Am deutlichsten ist diese auf einem Sagittalschnitte durch die Dorsolateralzone des Kleinhirns zu erkennen. Hier reiht sich an die Pia mit den unter ihr liegenden, keine continuirliche Lage bildenden Peridymzellen eine schmale Molecularschicht an. Sie besteht aus einem engen Maschenwerk sich durchflechtender, der tieferen Schicht entstammender Fasern, mit spärlich dazwischen gestreuten zelligen Elementen verschiedener Grösse, theils mit blassem ovalen, theils intensiver tingirbarem rundlichen Kerne.

Unter der Molecularschicht finden wir die Zone der Purkinje'schen Zellen, wie sie unsere Textfig. 6 wiedergiebt. Bei *Protopterus* konnte Burckhardt grosse, als Purkinje'sche Zellen anzusprechende celluläre Gebilde nicht finden. *Ceratodus* jedoch besitzt zwischen der Molecular- und der Körnerschicht seines Kleinhirns ein Stratum mächtiger blasser Ganglienzellen, die, ungefähr in 3 Gliedern angeordnet, einen grossen, leicht granulirten Kern, hie und da auch einen Nucleolus erkennen lassen und sich durch die Deutlichkeit und starke Ramification der Dendriten auszeichnen. Multipolare Formen scheinen die Majorität zu bilden;

an ihren 4—6 Ecken setzen sie sich in die anfänglich ziemlich dicken Ausläufer fort. Die Längsaxe der Zelle pflegt in dorso-ventraler Richtung zu verlaufen. Beinahe überall ist der Axencylinder ventrikelwärts gerichtet, die Dendriten nach der Dorsalfläche des Gehirns. Letztere weisen im Ganzen einen sehr weitgehenden geweihartigen Verzweigungsmodus auf; die feinsten Ausläufer lassen sich in die Molecularis verfolgen.

In kleinerer, aber immerhin ansehnlicher Zahl finden wir bipolare, spindlige Zellformen vor, deren beide schwach und nur spitzwinklig verzweigte Ausläufer in die Molecular- bezw. in die Körnerschicht eintauchen.


Fig. 6. Lateraler Sagittalschnitt durch das Kleinhirn. Dorsolateralzone. 135-fach vergr.

Zwischen diesen charakteristischen Purkinje'schen Elementen zerstreut liegen noch spärliche sphärische und ovoide Zellen von der Art, wie wir sie schon innerhalb der Molecularschicht antrafen.

Der grosse Gefässreichthum und das gedrängte Glianetz der Purkinje-Zone verdienen noch besonderes Hervorheben.

Das nächst tiefer gelegene Stratum granulare des Cerebellums weist in der Dorsolateralzone eine derartige Massenentfaltung auf, dass es innerhalb der Corpora restiformia zu eigentlichen mächtigen Lateralkernen anschwillt. Ein Theil dieser Schicht ist auf Textfig. 6 noch sichtbar. Die Elemente sind rundlich, grosskernig, in ein mässig enges Stützsubstanzgerüst äusserst dicht und reichlich eingelagert. Auch hier ausgiebige Vascularisation.

Eine dünne innere Markschicht, mit grösstentheils longitudinal verlaufenden Fasern, trennt die Granulosa vom Ependymsaume des Ventrikels.

Weniger klar ausgebildet ist die Stratification im Bereiche der Dorsomedianzone. Es findet nämlich innerhalb ihrer ventralen, als Wulst in den Ventrikel ragenden Hälfte, die wir oben als „Torus medianus cerebelli" beschrieben, eine gegenseitige ausgiebige Durchflechtung von zelligen Zügen der Körnerschicht und Fasermassen des tiefen Marklagers statt. Ferner ist der Medianzone eigenthümlich die schwache Ausbildung der Purkinje'schen Zellschichten.

B. Mittelhirn.

Der Aufbau des Mittelhirns, wie ihn z. B. der Taf. XLII, Fig. 5 wiedergegebene Querschnitt lehrt, ist ein relativ einfacher. Den Sylvischen Aquäduct umgiebt ein stark entwickeltes Höhlengrau, das in den Dorsolateralzonen seine maximale Mächtigkeit aufweist. Nach aussen von ihm schliesst sich dann die weisse Substanz an, welche in den dorsalen Partien ungefähr die Dicke des Höhlengraues hat, in den seitlichen und ventralen sie bedeutend übertrifft. In dieser peripheren Markschicht macht sich das Vorherrschen radiär angeordneter faseriger Elemente, sowohl Stützsubstanz als Ausläufer von Ganglienzellen, bemerkbar.

Zwei Partien des Mittelhirns zeichnen sich noch durch besondere structurelle Eigenthümlichkeiten aus.

Vorerst findet sich zu beiden Seiten der ventro-lateralen Partie je ein mächtiger, peripherer Kern, aus rundlichen, mittelgrossen, sehr dichtgedrängten Ganglienzellen bestehend. In dem oralen Mittelhirnabschnitte noch platt und dünn (siehe die rechte Seite unseres abgebildeten, etwas schräg zur Längsaxe gerathenen Schnittes) nimmt er caudalwärts bedeutend an Mächtigkeit zu (linke Seite der Abbildung), geht dann in den bereits erwähnten Lateralkern des Kleinhirns über, der, vom Uebergange des Mesencephalons ins Cerebellum an, allmählich in die Tiefe rückt und von einer peripheren weissen Marklage nach innen gedrängt wird (siehe Taf. LXII, Fig. 5). Die Analogie jenes „Nucleus lateralis mesencephali" mit der mehrfachen Lage von Zellen, welche sich bei *Protopterus*, den lateralen Rand der weissen Substanz umsäumend, dem ganzen

Mittelhirne entlang zieht und aufs Kleinhirn fortsetzt (R. Burckhardt), scheint ganz sicher zu sein. Immerhin liegt bei *Ceratodus* ein weitaus, mächtigeres Gebilde vor als bei *Protopterus*. Burckhardt, dessen Material die Anwendung der Versilberungsmethode gestattete, fand, dass die nervösen Zellen jener lateralen Gebilde nach innen gerichtete Ausläufer hatten, indes der Axencylinder ventral abbog. „Das wäre also eine Zellenschicht, welche Ueberreste jener bei Fischen so hochentwickelten Schichten des Mittelhirns repräsentiren würde. Aehnliches hat Ramón y Cajal bei der Mittelhirnrinde von Amphibien und Reptilien beobachtet und es ist ihm gelungen, die Axencylinder dieser Zellen in den Opticus zu verfolgen." Obschon die Anwendung der Golgi'schen Methode uns unmöglich war, und wir an unseren Hämatoxylinpräparaten vergeblich die Ausläufer der Lateralkern-Zellen zu verfolgen versucht haben, dürfen wir darum doch mit grosser Wahrscheinlichkeit die Vermuthung aussprechen, dass wir in jenen Kernen einen Theil des optischen Apparates, einen Vorläufer der Corpora geniculata anteriora vor uns haben.

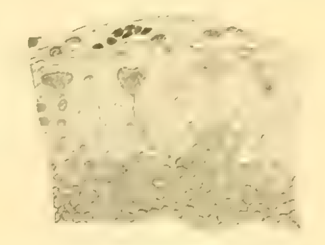


Fig. 7. Sagittaler Medianschnitt des Mittelhirndaches. 135-fach vergr.

Der zweite Theil der Mittelhirnwand, der sich durch einen specialisirten Bau auszeichnet, ist die Medianzone des Mesencephalondaches. Textfig 7. giebt einen Sagittalschnitt durch dieselbe wieder. Hier sehen wir, nahe unter Hirnoberfläche und Pia gelegen, die Reihe der mächtigen, blassen, dreieckigen Ganglienzellen des Mittelhirntrigeminus-Kernes, deren Axencylinder, das enge Glianetz durchdringend, in radiärer Richtung dem Höhlengrau zustreben, zwischen dessen Zellen sie verschwinden. In der Nähe der Trigeminuszellen finden sich übrigens in mässiger Anzahl Ganglienzellen von undifferenzirtem Typus, die bis unter die Pia reichen.

C. Vorderhirn.

Ein durch die Wandung der Vorderhirnblase geführter Schnitt lässt uns zwar eine deutliche Stratification erkennen und ebenso eine bemerkenswerthe Differenzirung der verschiedenen zelligen Elemente — anderseits ist aber (abgesehen von unbeträchtlichen Variationen in der Mächtigkeit der einzelnen Schichten) die grosse Gleichförmigkeit der Wandstructur an den verschiedensten Theilen der grossen Vorderhirnblasen sehr auffällig und darf wohl als ein Zeichen geringer Specialisirung aufgefasst werden. Besonderes Hervorheben verdient die Identität des mikroskopischen Bildes in der Dorsalzone, die sich morphologisch als caudaler Abschnitt des Rhinencephalons documentirt (Tuberculum olfactorium, „cuisses du rhinencéphale"), und in der ventralen (Prosencephalon sensu strictiori). In die dorsalen Wandabschnitte tritt zwar die Faserung aus dem Tractus olfactorius ein; bei dem übereinstimmenden Aufbau und der überreichlichen Tangentialfasernverbindung zwischen jenen und den ventralen Bezirken sind wir jedoch keineswegs berechtigt, die Dorsalzone etwa als „Riechrinde" von der ventralen zu sondern. Vielmehr scheint bei *Ceratodus* eine topographisch und physiologisch undifferenzirte Vorderhirnrinde vorzuliegen. Für diese Annahme fällt schwer ins Gewicht, dass bei der weiter oben in der Wirbelthierreihe eintretenden Differenzirung es gerade die ventralen Vorderhirntheile sind, welche sich zu Endstätten des Riechapparates differenziren, während das dorsal von Edinger's Fissura limbica (als deren Vorläufer wohl unsere seitliche Horizontalfurche aufzufassen sein dürfte) gelegene Pallium olfactiven Functionen entfremdet wird. Läge bei *Ceratodus* thatsächlich ein differenzirtes, dorsal gelegenes Riechpallium vor, so stände dies in einem schroffen, schon a priori kaum wahrscheinlichen Gegensatz zum Bauplan des Riechhirns der übrigen Vertebraten.

Was nun die Einzelheiten der Structur der Hemisphärenwand betrifft, so haben wir sie nach einem durch die ventrale Partie gelegten Sagittalschnitte in Textfig. 8 abgebildet.

Als innerste Schicht finden wir den Ependymsaum des Ventrikels, eine stark tingirbare, continuirliche Lage, die wohl hauptsächlich infolge der Härtung eine ziemlich reichliche Faltenbildung aufweist. Von Flimmerfortsätzen, deren Ueberreste SANDERS gesehen haben will, konnten wir nichts entdecken.

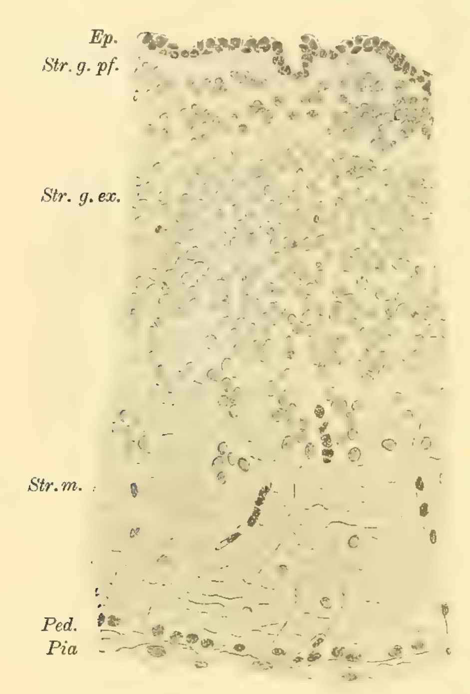


Fig. 8. Sagittalschnitt durch die ventrale Wand des Vorderhirns. 100-fach vergr. *Ep.* Ependym, *Ped.* Peridym, *Pia* Pia mater, *Str. g. ex.* Stratum gangliosum externum, *Str. g. pf* Stratum gangliosum profundum, *Str. m.* Stratum medullare.

An den Ependymsaum reiht sich als zweite Schicht diejenige an, die wir als „Stratum gangliosum profundum (parvicellulare)" bezeichnen. In eine ziemlich dichte Lage von Fasern, die im Ganzen zwar tangential verlaufen, aber starke Schlängelung aufweisen, eingebettet liegen kleine, dunkelkernige Zellen, deren Gefüge vielfach von breiteren Faserzügen durchbrochen ist, so dass grössere und kleinere Zellinseln und -gruppen entstehen.

Die 3. Schicht, welche an Tiefe das Drei- bis Vierfache der zweiten beträgt, das „Stratum gangliosum externum (magnicellulare)", setzt sich zusammen aus einer ziemlich dicht gefügten Lage grösserer Ganglienzellen mit blassem, meist ovalem Kerne, zwischen welchen nicht nur tangentiale, sondern auch radiäre Fasern und die dunkeln, runden Kerne der Glia sichtbar sind.

Die 4. Schicht, das Stratum medullare, weist als Hauptcontingent ihrer Formelemente dickere tangentiale und feinere, leichtgeschweifte radiäre Fasern. Auch ein reichliches Glianetz lässt sich erkennen. Gefässe, an denen die übrigen Schichten arm sind, finden sich hier in ansehnlicher Zahl und Mächtigkeit vor, ebenso radiär eindringende Ausläufer der Pia mater. Ganz ganglienzellfrei ist übrigens diese Schicht nicht, da Zellen vom Typus der 3. Schicht sich in peripherwärts abnehmender Zahl eingestreut finden.

Endlich schliesst sich eine discontinuirliche Schicht von Peridymzellen an, und darüber zieht sich das Faserwerk der Pia mater.

D. Rhinencephalon.

Textfig. 9 giebt einen durch das rostrale Ende des Riechhirns gelegten Horizontalschnitt wieder. Die mikroskopische Betrachtung offenbart uns wohldifferenzirte Elemente in der charakteristischen Anordnung, die einen Schluss auf eine hohe physiologische Werthigkeit des olfactiven Apparates gestattet.

Gleich unter dem das Rhinocöl auskleidenden Ependymsaume sehen wir eine celluläre Schicht, welche die histologischen Eigenthümlichkeiten derjenigen der Hemisphärenrinde zeigt, die wir als Stratum gangliosum profundum seu parvicellulare bezeichneten. Nur ist vielleicht die Anordnung der Zellen eine gedrängtere, gleichmässigere, weniger von Faserzügen durchsetzte. Während im Bereiche des Tractus olfactorius dieser Zellschicht eine geringe Dicke zukommt, schwillt sie im Bulbus olfactorius, am vorderen Abschlusse der Riechhirnhöhle, zu beträchtlichem Umfange an.

Nach aussen von dieser tiefen Zelllage reiht sich eine weitere Schicht an, die, abgesehen von den Zellen der ziemlich reichentwickelten Glia, keine cellulären Elemente aufweist und lediglich aus in der Längsrichtung des Tractus verlaufenden, reichlichen Nervenfasern besteht. Bei vielen derselben, die sich durch starkes Caliber auszeichnen, lässt sich im Bereiche des Bulbus ein Zusammenhang mit grossen,

dunkelkernigen Zellen von charakteristischer Mitralform erkennen. Die Mitralzellschicht des Bulbus olfactorius ist von ziemlicher Mächtigkeit, da sie nicht nur in einem Bezirke liegen, der sich als Fortsetzung des tiefen Marklagers des Tractus darstellt, sondern in der ganzen Breite der vorderen Bulbuspartie, bis beinahe unter dem Pialüberzuge derselben, sich vorfinden.

Kehren wir zum Tractus olfactorius zurück, so finden wir, nach aussen von dem tiefen Marklager gelegen, eine breite Lage grosser Ganglienzellen von derselben histologischen Beschaffenheit wie das bei der Vorderhirnrinde beschriebene Stratum gangliosum externum seu magnicellulare. Es handelt sich auch in der That um die directe Fortsetzung des letzteren. Im hinteren Theile des Bulbus, zugleich mit dem Auftreten der Mitralzellen verschwindet jedoch diese Zellschicht gänzlich.

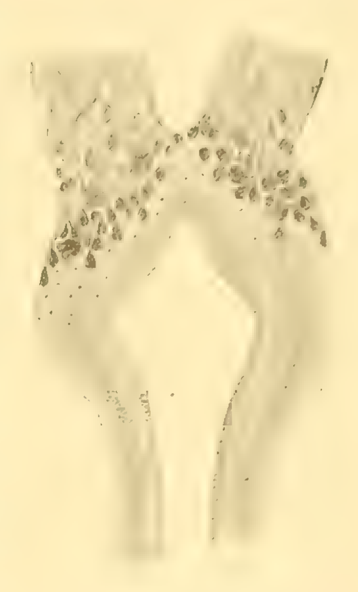


Fig. 9. Horizontalschnitt durch den Bulbus olfactorius. 8-fach vergr.

Nach aussen von ihr, bis an die Peridymzellen und die Pia heranreichend, findet sich ein äusseres ziemlich beträchtliches Marklager von beinahe ausschliesslich longitudinalem Faserlaufe und gänzlicher Analogie mit dem tiefen, die Kleinzellen- und Grosszellenschicht scheidenden Faserstratum. Auch hier lässt sich nämlich die Verbindung zahlreicher gröberer Fasern mit Mitralzellen feststellen, und zwar mit den peripher gelagerten Gruppen derselben.

Beim Uebergang des Tractus olfactorius in den dorsalen, als Tuberculum olfactorium angesprochenen Theil der Vorderhirnblase verschwimmen die Grenzen der inneren Zell- und der inneren Faserschicht dadurch, dass die Ganglienzellen zerstreuter angeordnet erscheinen, wobei sie den Nervenfasern des tiefen Riechmarkes Durchlass gewähren und mit letzteren zu einer Schicht verschmelzen. So kommt in den caudalen Riechhirnpartien die bei der Vorderhirnrinde beschriebene und abgebildete Stratification zu Stande.

Den vorderen Abschluss des Bulbus olfactorius, dessen oralem Ende sie wie eine Calotte aufsitzt, bildet die starke und compacte Lage der Glomeruli olfactorii. In ihrer Structur unterscheidet sie nichts von den entsprechenden Gebilden der Selachier und Teleostier. Die in sie eintretenden Riechnervenfasern bilden Bündel, die, sich in den verschiedenen Dimensionen des Raumes mannigfach durchflechtend, zu den Strängen zusammentreten, deren Ausbreitung über die Riechkapseln im makroskopischen Theile beschrieben wurde.

E. Faserbahnen und Nervenursprünge.

Da das zu unserer Verfügung stehende Material es nicht gestattete, ausser den mit Hämalaun gefärbten Schnittserien noch solche mit einer electiven Markscheidenfärbung anzufertigen, so darf die Aufzählung der in unseren Präparaten sichtbaren Faserbahnen keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben.

In Bezug auf Analogisirung und Benennung der Bahnen leistete uns, neben Edinger's[1]) grundlegenden Arbeiten, Johnston's[2]) Monographie des Störgehirns gute Dienste.

Eine relativ grosse Anzahl der aufzuzählenden Tracte sind auf dem Taf. XLII, Fig. 1 wiedergegebenen lateralen Sagittalschnitte sichtbar.

1) L. Edinger, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns, 5 Theile, Frankfurt a. M., M. Diesterweg, 1888—1903. — Ders., Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane, 6. Aufl., Leipzig, Vogel, 1900.

2) J. B. Johnston, The brain of *Acipenser*, Jena, Gustav Fischer, 1901.

Wenn wir von vorne nach hinten vorgehen, so treffen wir erst im Gebiete der Basis des Zwischenhirns compactere, zu Strängen angeordnete Faserzüge an.

Der mächtigste derselben ist der Tractus opticus. Konnte auch bei der äusseren Präparation kein Chiasma opticum festgestellt werden, so ist dasselbe im mikroskopischen Präparate um so deutlicher. An der Basis des Zwischenhirns, unmittelbar vor dem Lobus inferior findet eine reichliche Durchflechtung der beiderseitigen Sehnervenfasern statt. Weiter dorsalwärts steigt der Tractus opticus, leicht S-förmig geschweift, hinter dem Thalamencephalon zum Mittelhirndache empor, wo sein grösster Theil sein Ende erreicht. Ein geringeres Contingent seiner Fasern strahlt in die Seitentheile des Mesencephalon aus und tritt wahrscheinlich zu dessen Lateralkernen in Beziehung.

Dem letzten Abschnitte des Verlaufes des Tractus opticus gesellen sich aus den dorsalen Partien des Zwischenhirns reichliche Fasern hinzu, die, jedenfalls zum Theil, EDINGER's Tractus gangliorum habenulae ad mesencephalon darstellen.

Einen Fasciculus retroflexus konnten wir dagegen nicht finden.

Einer reichlichen Faserung dient noch als End- oder Ausgangspunkt der unmittelbar vor dem Niveau der Sehnervenkreuzung gelegene, in den Ventrolateralzonen gegen den Ventrikel zu ziemlich stark prominirende, basale Theil, der wohl als Corpus striatum angesehen werden kann. Der Haupttheil dieser Fasern lässt sich bis ins Rückenmark hinein verfolgen: es ist das basale Vorderhirnbündel. Ein anderes zieht, den Tractus opticus durchquerend, caudalwärts und bildet, hinter dem Chiasma, die Decussatio postoptica, oder zumindest den Theil derselben, der als Tractus strio-tectalis bezeichnet wird; lassen sich doch diese Fasern bis in die Haubengegend hinein verfolgen. Endlich kann man ein starkes Faserbündel zum Lobus inferior constatiren, der nach seiner Anfangs- und Endstätte als Tractus strio-infundibularis (bezw. infundibulo-striatus) zu bezeichnen wäre.

Gehen wir weiter caudalwärts vor, so begegnen wir an der Basis des Mittelhirns der Oculomotoriusfaserung, die sich aus Zellen, die zu beiden Seiten der ventralsten Partie des Sylvischen Aquäductus liegen, sammelt, um in schräg ventral-lateralwärts gerichtetem Verlaufe zum Austritte zu gelangen.

Reich an längsverlaufenden Faserzügen ist die Haubenregion. Die 3 mächtigsten und deutlichsten dieser Bündel sind auf dem abgebildeten Längsschnitte sichtbar.

Schräg von vorn-unten nach hinten-oben verlaufen die Bahnen des Tractus tecto-striatus und strio-tectalis, während dorsal vom basalen Vorderhirnbündel, und von letzterem besonders in den vorderen Theilen des Mesencephalons deutlich abgetrennt, ein Faserzug gegen die seitlichen Mittelhirnpartien verläuft, der jedenfalls als Laqueus anzusprechen ist. Endlich sehen wir, dicht oral von der dorsalen Kleinhirn-Mittelhirngrenze, den Tractus bulbo-tectalis breit und fächerförmig emporsteigen.

Letzterer Bahn schliesst sich, vom Tectum mesencephali kommend, die Mittelhirn-Trigeminusbahn an.

Sich durchflechtende, in der Gegend der Valvula die Medianebene überschreitende Züge sind mit Sicherheit als die „ultradorsale“ Kreuzung des Trochlearis anzusprechen, wenn auch an dem zu Serien verarbeiteten Exemplare der Stamm dieses Nerven fehlte.

In dem Gebiete des Hinterhirns sieht man die Ausläufer der PURKINJE'schen Zellen zu einem breiten Marklager convergtren, aus welchem die Bindearme hervorgehen; ausserdem lassen sich Fasern aus den oben beschriebenen, in die Corpora restiformia eingelagerten, mächtigen Lateralkernen des Kleinhirns bis ins Acusticus- und ins Trigeminusgebiet verfolgen.

In den basalen Theilen des Hinterhirns, nahe dem Uebergange ins Nachhirn, also in der Ponsgegend, strahlen aus dicht unter dem Ependym und ziemlich weit lateral gelegenen Kernen die (motorischen)

Wurzelfasern des Trigeminus in verschiedenen Bündeln der Austrittsstelle des Nerven zu; sie erhalten Zuzug aus der bereits erwähnten Mittelhirn-Trigeminusbahn. Von den Componenten der sensiblen Wurzeln konnte nur die ebenfalls schon namhaft gemachte Faserung aus den Lateralkernen des Cerebellums, die Kleinhirn-Trigeminusbahn, gefunden werden; die „aufsteigende Trigeminuswurzel" ist auf unseren Präparaten nicht festzustellen.

Das Vorhandensein eines Abducens zu constatiren, gelang uns auch mikroskopisch; liess sich doch das makroskopisch gesehene Stämmchen auch auf Schnitten nachweisen.

Der centrale Verlauf des Facialis und des Acusticus gestaltet sich folgendermaassen. Im Niveau des Austrittes dieser Nerven liegen unter dem Höhlengrau compacte Anhäufungen von Zellen, die sich nur gezwungen in einzelne Kerne sondern liessen. Auf Querschnitten liegen sie guirlandenartig um den durch Boden und Seitenwand der Rautengrube gebildeten seitlichen Winkel. Aus den lateralsten, am Fusse der Seitenwand des 4. Ventrikels gelegenen Kernen dringen mächtige Faserbündel direct zur Oberfläche und treten in den im Abschnitt über die makroskopische Anatomie als Facialisstamm angesprochenen Nerven; an der Constituirung des letzteren nehmen aber auch Fasern theil, die aus viel weiter caudalwärts gelegenen dorsalen Bezirken der Oblongata stammen, sich aber nicht genau verfolgen liessen. Aus den unter der lateralen Bodenpartie der Rautengrube gelegenen Zellen sammeln sich dagegen die 4, ungleich mächtigen, schon bei Austritt zu einem Stamme verschmolzenen Ursprungsbündel des Octavus. Von seinen sonstigen Verbindungen lässt sich, so erwünscht ihre Kenntniss wäre, an Hand unserer Präparate nur sehr wenig sagen. Das dorsale Wurzelbündel hat deutliche Verbindungen mit dem Facialis, in die Gegend seiner Ursprungszellen sieht man auch die Kleinhirn-Acusticusbahn verlaufen. Aus tieferen Theilen der Oblongata aufsteigende Wurzeln stossen wohl zu allen Acusticusursprüngen; es ist jedoch nicht möglich, Näheres darüber auszusagen. Um so deutlicher sind auch in unseren einfachen Hämatoxylinpräparaten die Verbindungen mit dem hinteren Längsbündel, das an typischer Stelle zu beiden Seiten der dorsalen Raphe liegt, zu erkennen. Die medialste Acusticuswurzel ist durch einen directen Faserzug mit dem Funiculus posterior verbunden, aus den Kernen der übrigen streben ihm querverlaufende Fibrillen zu, welche dicht unter dem Rautenboden verlaufen.

Die sonstigen Verbindungen des hinteren Längsbündels, speciell mit den Augenmuskelkernen, waren dagegen nicht zu erkennen.

An gewöhnlicher Stelle, in der Acusticusgegend, finden sich die besonders mächtig entfalteten Riesenzellen, welche den Mauthner'schen Fasern Ursprung geben; die Kreuzung der letzteren findet ein Stück weit caudal von den Ursprungszellen statt, ihr weiterer Verlauf ist ohne Besonderheiten.

Soweit erkennbar, ist die Zusammensetzung von Glossopharyngeus und Vagus einfach; ihre Stämmchen entspringen hinter einander als hintere Wurzeln aus einer in der Seitenwand der hintersten Rautenhirnstrecke gelegenen Kernleiste. Es finden sich aber auch motorische Zuzüge aus Nervenkernen vor, die in der Verlängerung der Vorderhörner liegen.

F. Medianschnitt des Erwachsenen (siehe Textfig. 10).

Der Centralkanal des Rückenmarkes erfährt auch hier, wie bei anderen Fischen, vor seinem Eintritte in die Rautengrube eine Erweiterung, über welcher sich die Dorsolateralzone allmählich verschmälert, um in den Calamus scriptorius überzugehen. Die Rautendecke ist entsprechend der Streckung des Gesammtgehirns selbst sehr langgestreckt. Ihre Endblase liess sich nicht mehr constatiren, daher diese Strecke der dorsalen Medianzone in unserer Figur nur punktirt eingetragen ist. Obschon in Wirklichkeit auf den

Schnitten das laterale Faltensystem nirgends den idealen Medianschnitt hervortreten lässt, verläuft doch auch hier die Dorsalzone in der Medianlinie fast geradlinig, um vor Uebertritt ins Kleinhirn eine kleine Wölbung zu bilden. Im Bereiche des Kleinhirns selbst erfährt die Medianzone ihre maximale Verdickung, wie sich übrigens auch aus den Querschnitten entnehmen lässt. Nachdem sie eine dorsalwärts mässig vorspringende Wölbung gebildet hat, biegt sie um, so dass zwischen dem Haupttheile des Kleinhirns und der

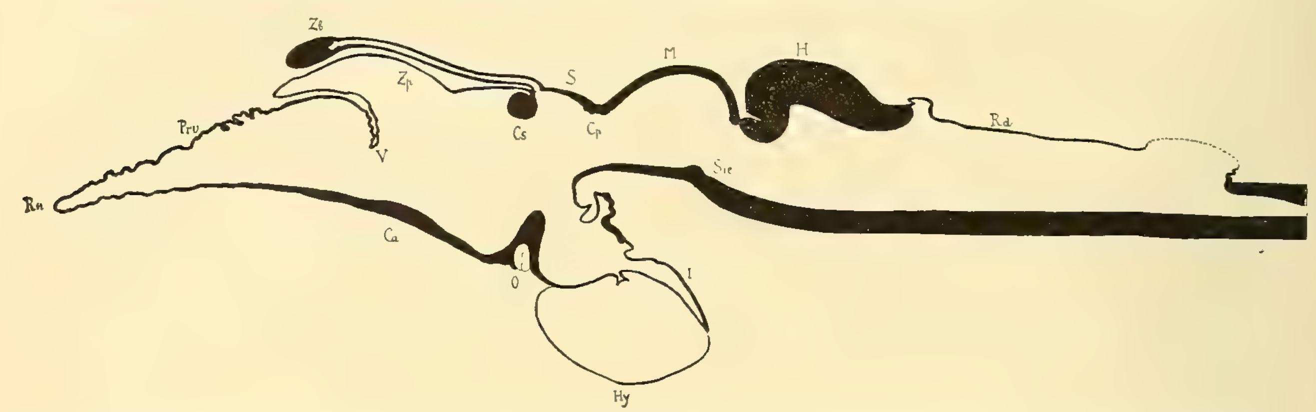


Fig. 10. Medianschnitt des erwachsenen Gehirns von *Ceratodus*. 5-fach vergr. *Ca* Commissura anterior, *Cp* Commissura posterior, *Cs* Commissura superior, *H* Hinterhirn, *Hy* Hypophyse, *J* Infundibulum, *M* Mittelhirn, *Prv* prävelarer Abschnitt, *Rd* Rautendecke, *Rn* Recessus neuroporicus, *S* Schaltstück, *Sie* Sulcus interencephalicus, *V* Velum, *Zb* Zirbelbläschen, *Zp* Zirbelpolster.

Kleinhirn-Mittelhirngrenze noch ein separater Vorderabschnitt vorhanden ist, der übrigens auch deutlich vorspringenden Wülsten der Lateralzone entspricht. Es handelt sich wohl hier um eine primitive Anlage der Valvula cerebelli.

Im Mittelhirn behält die Dorsomedianzone einen relativ hohen Grad von Differenzirung bei, im Gegensatze zu verwandten Formen; die genauere Besprechung siehe p. 16. Die Commissura posterior begrenzt das Mittelhirn nach vorne und erstreckt sich ziemlich weit in den als Schaltstück bezeichneten Abschnitt des Zwischenhirns.

Die Zirbel entspringt mit einem mehrere Lagen von Zellen dicken Stiele, der auch in erwachsenem Zustande noch offen zu sein scheint. Ihr Bläschen selbst liegt weit nach vorne verschoben, eingebettet in die noch näher zu schildernde Decke des 3. Ventrikels. Ihrer Form nach ist sie ein ovaler Körper wie bei *Protopterus*.

Vor der Commissura superior verläuft der Medianschnitt in leicht gewelltem Contour bis vor die Zirbelspitze, um dann scharf caudalwärts umzubiegen.

Nach kurzem Verlaufe in caudaler Richtung gabelt sich die Medianzone in diejenigen Falten, welche den mächtigen, lateral entstehenden, aber in den Medianschnitt hereindrängenden Plexusbildungen zum Ursprunge dienen. Dieser Abschnitt ist das Velum, welches nun mit seiner oralwärts gerichteten Fortsetzung übergeht in den reichlich gefalteten prävelaren Abschnitt. Offenbar hat hier in der postembryonalen Entwickelung eine starke Veränderung der ursprünglichen embryonalen Configuration stattgefunden, so dass sich nicht wohl feststellen lässt, welchen Theil man als Homologon der Paraphyse und des Recessus neuroporicus zu setzen hat. Hier kann noch Material von jungen Exemplaren des *Ceratodus* definitive Aufklärung schaffen.

Aus den mäandrischen Windungen dieses ganzen Gebietes taucht erst ventral von der Zirbel eine allmählich stärker werdende Verdickung wieder auf, die caudalwärts verläuft und die Commissura anterior einschliesst. Im Gegensatz zu anderen Fischgehirnen bleibt jedoch diese ganze Gegend relativ wenig scharf

von ihrer Umgebung abgesetzt. Erst caudal vom Recessus praeopticus erhebt sich plötzlich die Ventromedianzone zu einer gewaltigen Verdickung, die den Opticus birgt. Im Bereiche des Trichters behält sie die bei allen Fischern übliche Gestalt bei. Nur in der Gegend des Saccus vasculosus schwillt sie etwas an, um dann wieder in der Haubengegend auf eine faserlose Membran, die aus etwa 3 Lagen von Kernen besteht, herabzusinken. Das ganze Faltensystem der Haube ist dadurch stark ausgebildet, dass die Bindegewebsmassen der Sattelfalte hier die Ventromedianzone stärker gegen den Ventrikel hin vortreibt, als dies bei anderen Formen üblich ist.

Caudalwärts umbiegend, verbreitert sich die Ventromedianzone dann wieder, schwillt vor dem Sulcus interencephalicus etwas an, behält aber dann innerhalb des ganzen Rautenbodens, ja bis ins Rückenmark hinein, annähernd dieselbe geringe Verdickung bei.

V. Die Entwickelung des Ceratodus-Gehirns.

Bei der Betrachtung des embryonalen *Ceratodus*-Gehirns empfiehlt es sich, vom Stadium 36 auszugehen, als welches SEMON[1]) eine vom Dotter bereits gut abgehobene, mit Kiemenanlagen und 3 wohlausgebildeten Vornierensegmenten versehene Entwickelungsstufe bezeichnet.

Das Stadium 36 schiebt sich ein zwischen die beiden Stadien von *Acipenser sturio*, welche v. KUPFFER[2]), Fig. 115, p. 101, und Fig. 116, p. 103 abbildet, und welche für *Acipenser* in den Zeitraum zwischen 70 Stunden nach der Befruchtung und dem Ausschlüpfen entfallen. Es mag jedoch hier von vorneherein bemerkt werden, dass beide Figuren v. KUPFFER's keine wirklichen Medianschnitte durch das Hirn der *Acipenser*-Embryonen darstellen, da sie an einer Stelle durchschnitten sind, wo das Rautenhirn noch nicht zu Ende ist. Eine exacte Vergleichung mit jenen Stadien lässt sich daher auf Grund jener Abbildungen nicht vollkommen durchführen.

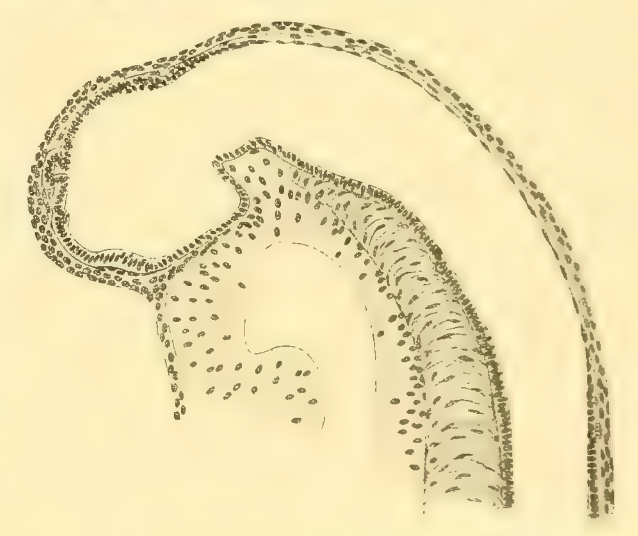


Fig. 11. Medianschnitt des Hirns von *Ceratodus* auf Stadium 36. 50-fach vergr.

Unser Medianschnitt (Textfig. 11) zeigt zunächst, dass das Hirn in diesem Stadium retortenförmig gekrümmt ist, das Rautenhirn dabei aber so stark im Bogen verläuft, dass sein Querschnitt beim Uebergang ins Rückenmark und derjenige beim Uebergang ins Kleinhirn einen Winkel von beinahe 90° bilden. Das prächordale Gehirn bildet in seiner Gesammtheit einen Medianschnitt von nahezu rundlichen Contouren. Folgen wir nunmehr dem Hirnrohr auf seinem medianen Verlaufe und beginnen wir mit der dorsalen Medianzone.

Die annähernd cubischen Epithelzellen, aus denen die Dorsomedianzone des Rückenmarkes wird, gehen allmählich über in ein gestrecktzelliges Plattenepithel, dessen langgestreckte Kerne in unregelmässigem

1) R. SEMON, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. I., Lief. 1, Abschnitt 4, Jena 1893.

2) K. v. KUPFFER, Die Morphogenie des Centralnervensystems. Ganoiden. HERTWIG's Handbuch d. vergl. u. experim. Entwickelungslehre der Wirbelthiere, 16. Lieferung, Jena, G. Fischer, 1903.

Abstande von einander stehen. Ueber der Chordaspitze, d. h. in der Verlängerung der durch die Chordaspitze laufenden Körperaxe des Gesammtembryos, beginnen die Zellen wiederum cubischen Charakter anzunehmen, um nach einer kurzen Strecke — nämlich ungefähr über der Plica encephali ventralis — nachdem sich die Kerne beinahe in 2 Reihen gestellt haben, wieder auf eine Kernreihe herunterzugehen. Diese Stelle ist die spätere Mittelhirn-Hinterhirngrenze. Vor dieser Stelle erhebt sich das Epithel wieder auf 2 Schichten von cubischen, beinahe cylindrischen Zellen, welche nach kurzem Verlaufe der Medianzone, ohne noch die Spuren der Bildung einer Commissura posterior erkennen zu lassen, in das ebenfalls cylindrische Epithel der Epiphyse übergehen. Auch eine Commissura superior fehlt noch gänzlich, und das Cylinderepithel verläuft nunmehr einreihig ohne Unterbrechung bis zum Recessus neuroporicus, der bereits stark verwischt ist, jedenfalls stärker, als dies bei Ganoiden der Fall ist. Nur an einer Stelle, etwas vor der Zirbel, erhebt sich das Epithel gegen den Ventrikel hin, dadurch dass seine Zellreihe sich verdoppelt. Es ist der Ort, wo später das Velum entsteht.

Unterhalb des Recessus neuroporicus beginnt die Ventromedianzone. Sie setzt mit einem allmählich sich mässig verdickenden Cylinderepithel ein und scheint jedenfalls die beträchtlichste Wandverdickung des Embryonalhirns auf diesem Stadium zu enthalten. Ganz einwandfrei waren die Schnitte, die uns zur Verfügung standen, jedoch nicht, so dass wir ihre specielle Configuration nicht unbedingt verbürgen können. Caudalwärts flacht sich das Cylinderepithel wieder zu einem cubischen ab, um in dieser Form die Trichtergegend und die Plica ventralis zu bilden. Gegen den Sulcus interencephalicus hin geht es allmählich wiederum in Cylinderepithel über und behält diesen Charakter bis zum gänzlichen, äusserlich nicht abgrenzbaren Uebergang ins Rückenmark hin.

Da, abgesehen von dem Plattenepithel über der Rautengrube, die Zellformen an den v. KUPFFER-schen Figuren nicht beobachtet sind, ist es uns nicht möglich, eine specielle Vergleichung dieser Einzelheiten bei *Ceratodus* mit denjenigen bei *Acipenser* durchzuführen.

Wenn wir unser Stadium 36 mit den von GRAHAM KERR abgebildeten Stadien von *Lepidosiren* vergleichen, so würde es ungefähr seinen Gehirnen vom Stadium 29—31 entsprechen, von denen er ein auf Reconstruction beruhendes Bild der äusseren Configuration giebt. Da jedoch das Hirn auf dieser Stufe durchaus noch allgemein vertebrate Charaktere besitzt, begnügen wir uns damit, die Aehnlichkeit seiner Gestalt bei *Lepidosiren* und *Ceratodus* zu constatiren, bei welch letzterem die äussere Form des Gehirns übrigens aus den SEMON'schen Totalbildern zu erkennen ist.

Die Medianschnitte C und G der Textfig. 2 von GRAHAM KERR enthalten nicht genug Details, als dass eine mehr als allgemeine Uebereinstimmung mit dem unserigen zu constatiren wäre.

Das Stadium 34—35 des *Ceratodus*-Gehirns unterscheidet sich von dem soeben geschilderten dadurch, dass in dem cerebellaren Theile der Medianzone die Zellen noch einschichtig angeordnet sind, dass sie vor dem Mittelhirn im Bereiche der späteren Commissura posterior und des Schaltstückes noch ein cubisches Epithel bilden, und dass von der Zirbel erst die hintere Falte gebildet ist. Am Recessus praeopticus sind noch 2—3 Zellen im Uebergangsstadium zwischen einem cubischen und einem cylindrischen Epithel.

Auf die Beschreibung noch früherer Entwickelungsstadien des *Ceratodus*-Gehirns einzugehen, verzichten wir, da lediglich die generellen Charaktere des embryonalen Fischgehirns aufzuzählen wären.

Um so interessanter und specifischer erweist sich dagegen die Configuration des *Ceratodus*-Gehirns in den späteren Stadien, so dass hier eine detaillirte Erörterung am Platze ist. Als Paradigma sei gewählt

1) G. KERR, The development of *Lepidosiren paradoxa*. Quarterly Journal of Microscopical Science, N. S. Vol. XLVI, p. 417.

das Stadium 48 SEMON's (seit ca. 6 Wochen ausgeschlüpftes Thier mit Operculum, bereits theilweise gegliederten Extremitäten, resorbirtem Dotterinhalt des Darmes etc.).

Das Stadium 48 von *Ceratodus* lässt sich am ehesten etwa mit dem 4 Wochen alten Embryo von *Acipenser sturio* vergleichen, wie ihn v. KUPFFER in seitlicher Ansicht Fig. 118 und im Medianschnitte Fig. 117, wiedergiebt. Uns stand ein freipräparirtes Gehirn zur Verfügung, sowie zwei Sagittalschnittserien, ausserdem zwei zuverlässige Querschnittserien.

Das makroskopisch präparirte Gehirn, dessen äussere Configuration Textfig. 13 in situ wiedergiebt, zeigt im Allgemeinen wohl eine Gestaltung, welche den embryonalen Formen anderer Fische ähnlich ist. Die starke Biegung, die wir auf früheren Embryonalstadien angetroffen haben, ist einer Aufrichtung des Vorderhirns gewichen. Das Rautenhirn, obwohl nicht gänzlich gestreckt, ist doch immerhin nur noch schwach gebogen. Ein Kleinhirn tritt äusserlich nicht als besonderer Hirnabschnitt hervor, sondern versteckt sich noch vollständig unter dem, in diesem Stadium immer noch mächtigen Mittelhirn. Die Zirbel ist etwas caudalwärts umgebogen und eingesenkt zwischen die beiden grossen Ganglia habenulae, deren jedes aus einem grösseren lateralen, einem kleineren oralen und einem ebenfalls kleinen caudalen Wulste besteht, ausserdem aber von Epithel überkleidet wird. Das Vorderhirn ist seiner Gesammtheit nach relativ nur schwach entwickelt und erreicht an Volumen kaum das Mittelhirn. Auch es zeigt an der Oberfläche 3 Wülste, einen rostralen, einen lateralen und einen dorsalen. Mit dem rostralen Wulste liegt es unmittelbar der Riechschleimhaut an. Der Sulcus medianus schneidet auf der Unterseite bis zur Hälfte des Vorderhirns ein. Hinter ihm folgt das Chiasma opticum, durch eine seichte Grube von den benachbarten Gei bieten abgesetzt. Der Trichter ist noch nicht von den in diesem Stadium ziemlich beträchtlichen Lobi inferiores abgeschnürt. Die Furche, an welcher die Wurzeln des Vagus austreten, ist sehr deutlich sichtbar; ebenso treten die Rautenlippen als besonders deutliche Wülste hervor.

Wenn wir dieses Bild mit der v. KUPFFER'schen Fig. 18 vergleichen, die nach einer Reconstruction entworfen ist, so ergeben sich dabei mannigfache Unterschiede. Bei *Acipenser* ist das Cerebellum stärker entwickelt, das Mittelhirn zurückgedrängt. Das Vorderhirn selbst ist massenhafter, die Lobi inferiores sind, wie überhaupt das gesammte Unterhirn, stärker differenzirt. Bei *Acipenser* scheinen fernerhin die Ganglia habenulae so unbedeutend ausgebildet zu sein, dass sie nicht zum äusseren Relief beitragen. — Es dürfte sich übrigens empfehlen, einmal ein *Acipenser*-Gehirn dieses Stadiums makroskopisch zu untersuchen, bevor aus einer Vergleichung Schlüsse gezogen werden können.

Stadium 48 mag etwa dem Stadium 38 bei *Lepidosiren* nach G. KERR entsprechen. Auch bei *Lepidosiren* sind die Ganglia habenulae augenscheinlich in ähnlicher Weise entwickelt wie bei *Ceratodus* (cf. Fig. 8b und 8c auf Taf. XXVI von KERR). Auch von der Furche, welche den dorsalen und oralen Theil des Vorderhirns scheidet, ist in KERR's Fig. 10 auf Taf. XXVII und Fig. 8b auf Taf. XXVI eine Andeutung vorhanden. Auch scheinen, KERR's Abbildung zu Folge, die Massenverhältnisse des Embryonalhirns beider Formen ähnliche zu sein. Die Ausbildung des Tractus olfactorius, deren Verschiedenheit beim erwachsenen Gehirne so wesentlich den Habitus verändert, muss wohl, ebenso wie bei *Ceratodus*, bei *Lepidosiren* erst im spätembryonalen Leben, ja vielleicht noch später entstehen.

Der Medianschnitt G der Textfig. 2 KERR's entspricht unserem Medianschnitte Textfig. 2. Die starken Verdickungen im Rautenhirne jener Figur dürften auf laterale Schnittführung zurückzuführen sein. Eine eingehendere Vergleichung der Medianzone zwischen Commissura anterior und posterior lässt sich auf Grund seiner Figur nicht durchführen. Doch scheint bei *Lepidosiren* die Zirbel nach vorne gerichtet zu sein, während sie bei *Ceratodus* in diesem Stadium ganz entschieden eher rückwärts tendirt. Merkwürdig

kurz ist in KERR's Figg. F und G die Decke des 4. Ventrikels ausgefallen. Eine Paraphyse, die handschuhfingerförmig herausragen würde, wie er sie für *Lepidosiren* abbildet, fehlt jedenfalls *Ceratodus*.

Bei dem Medianschnitte (Textfig. 12) ist zu berücksichtigen, dass in Folge der ungleichen Spannungsverhältnisse der Gewebe an derjenigen Stelle, wo der Magen beginnt, wo ausserdem das Herz mit der Hauptmasse seiner Musculatur liegt, gleichzeitig das Rückenmark und die Hauptmasse der Rumpfmusculatur beginnt, bei der Conservirung die Chorda eine Biegung erfährt und den Boden des Gehirns etwas mit abwärts nimmt.

Der Centralkanal scheidet das Rückenmark, wo er es verlässt, um in den 4. Ventrikel überzugehen, in eine dorsale und eine ventrale Medianzone, die an Dicke ziemlich gleich sind. Am Obex verläuft die bekannte Quercommissur und fällt rasch ab, um die Rautendecke zu bilden, die hier, median jedenfalls ungefaltet als Plattenepithel ausgebildet, oralwärts verläuft. In dem als Medianzone des Cerebellums zu be-

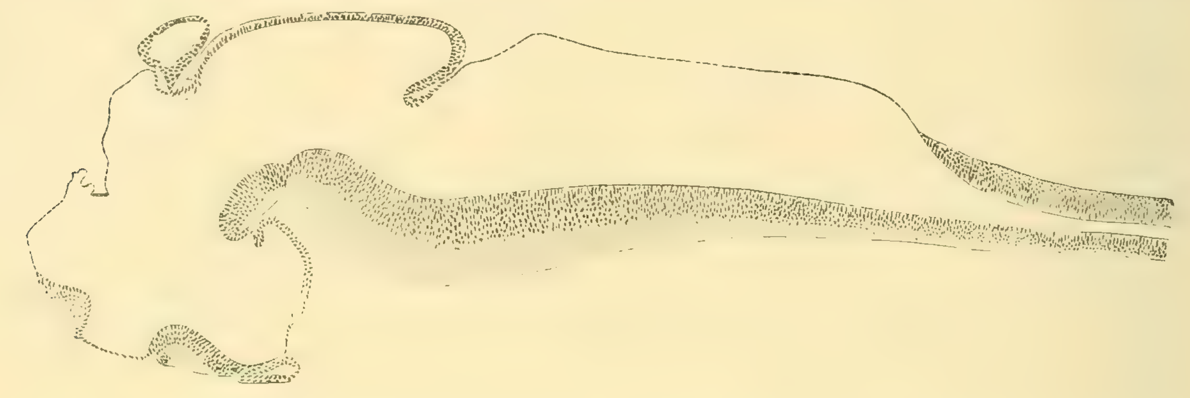


Fig. 12. Medianschnitt des Hirns von *Ceratodus* auf Stadium 48. 50-fach vergr.

trachtenden Drittel der Gesammtstrecke behält das Epithel jedenfalls noch Plattenform. Unter der hinteren Kuppe des Mittelhirns biegt die Medianzone erst, sich verdickend, ventralwärts, erhebt sich sehr langsam zu einem Cylinderepithel, das wenig über das Stadium eines cubischen hinaus gedeiht. Es ist somit von jener ganzen Verdickung, die beim erwachsenen Gehirne auftritt, in der Medianebene noch nicht eine Spur vorhanden.

Dann biegt die Dorsomedianzone um, um die hintere Kuppe des Mittelhirns zu bilden. Diese besteht aus etwa 3—4 Zellschichten, und an ihrer Oberfläche machen sich unter diesen durch die Grösse des Kernes diejenigen Zellen bemerkbar, welche später zum Mittelhirntrigeminuskern werden. Auf dem dorsalen, in schwachem Bogen oralwärts gerichteten weiteren Verlaufe sinkt jedoch die Zahl der Zellschichten alsbald weiter herunter auf höchstens zwei. Ueber der ganzen vorderen Hälfte des Mittelhirns beginnt sich an der Membrana limitans externa ein Randschleier auszubilden, der sich am oralen Rande (Abfall des Mittelhirns) zur Commissura posterior verdichtet. In diesem Randschleier bemerkt man ausser den kreuzenden Fasern auch die Pfeiler der Stützzellen, die alle mit ihren beiden Fortsätzen die Membrana limitans erreichen. Als Curiosum mag hier beigefügt werden, dass zwischen den Zellkernen und der Membrana limitans interna der vorderen Mittelhirnhälfte, insbesondere zwischen der Commissura posterior und dem Zirbelursprung, Pigmentkörner die Stützfasern belagern.

Die Zirbel hat im Vergleiche zum vorhergehenden Stadium wesentliche Veränderungen erfahren. Sie sieht jetzt aus wie ein Pilz und besitzt im Innern ein geräumiges Lumen, während ihre Zellen im Gebiete des Stieles, doch wohl in Folge des Druckes der benachbarten Hirntheile, in einander gepresst sind und nicht eine scharfe Membrana limitans interna erkennen lassen. Sie besteht noch immer aus einem halb

cubischen, halb cylindrischen Epithel, enthält ebenfalls Pigment und lässt an ihrem Stiele Faserzüge erkennen. Ein Zusammenhang zwischen dem Lumen und dem Ventrikel ist nicht mehr vorhanden, doch mag dies ebenfalls auf Compression beruhen. Vor ihrem Ursprunge, schwächer als die Commissura posterior ausgebildet, liegt die Commissura superior. Sie treibt noch nicht den starken Wulst gegen den Ventrikel vor, den sie beim Erwachsenen erzeugt. In ihrem Bereiche besteht die Stützsubstanz aus einer Schicht von Zellen, die nur nach der Membrana limitans externa hin Stützfasern entsenden, nicht nach der Interna selber.

Vor der Commissura superior sinkt das Epithel rapid herunter auf ein Plattenepithel und behält diesen Charakter, immer ventralwärts in langem Bogen absteigend, bis zum Velum, das hintere Blatt desselben bildend. Dann biegt es etwas dorsalwärts um, geht dabei sofort in cubisches oder beinahe cylindrisches Epithel über, einige Falten bildend, die in deutlichem Zusammenhange mit den dahinter liegenden Blutgefässen stehen. Hier greift dann auch das Epithel über den Medianschnitt seitwärts aus und bildet den hinteren Abschnitt des ganzen, von uns als Lingula bezeichneten Theiles des Hirnrohres. Alsdann setzt es sich wiederum, dem hinteren Blatte parallel, ventral- und oralwärts umknickend, fort. Indem nun die Epithelien successive niedriger werden, endet die ganze Dorsomedianzone an einer Stelle, die als allerdings stark verwischter Recessus neuroporicus aufgefasst werden muss.

Auch unterhalb des Recessus neuroporicus besteht die beginnende Lamina infraneuroporica aus einer nur eine Zellschicht breiten Lamelle von Plattenepithel. Erst im Bereiche der Commissura anterior

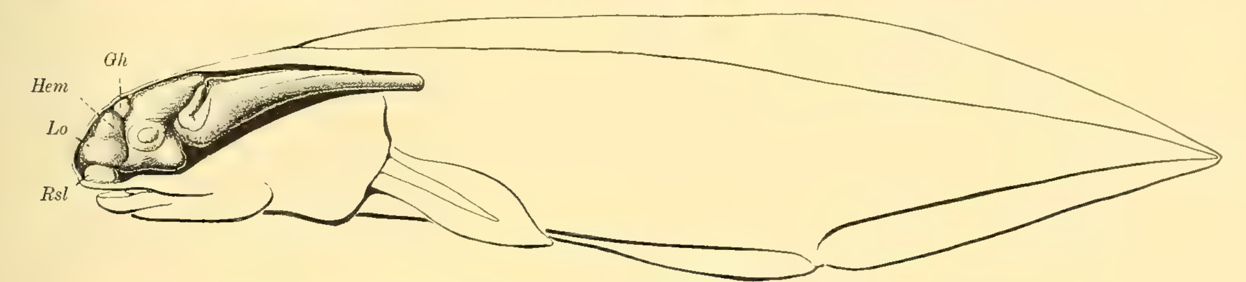


Fig. 13. Laterale Ansicht des Hirns von *Ceratodus* auf Stadium 48. 15-fach vergr. *Rsl* Riechschleimhaut, *Lo* Lobus olfactorius, *Hem* Hemisphären des Vorderhirns, *Gh* Ganglion habenulae.

beginnt sie auf 4—5 Zellschichten rapid anzuschwellen, um so über die Commissura anterior hinwegzusetzen und auf ihrer caudalen Seite sich auf 3 Zellschichten zu reduciren. Derselbe Umfang wird innerhalb des Recessus praeopticus beibehalten, während wiederum die Opticuskreuzung mit einer stärkeren Schicht von 3—6 Zellkernen überdeckt wird. Erst unmittelbar im Bereiche des Trichters nimmt die Medianzone wieder den Charakter von Plattenepithel an, bildet in dieser Form den Trichter selbst und geht an dessen dorsaler Wand im Bereiche des sogenannten Saccus vasculosus in ein zweischichtiges cubisches Epithel über. Mit diesem histologischen Charakter auch wird eine Falte vor der Haube gebildet. Die Haubenregion selbst ist sehr scharf umgrenzt durch einen annähernd ovalen Contour. Zwischen Sulcus interencephalicus und der Sattelfalte findet nochmals eine sehr starke Einschnürung statt, dahinter aber erhebt sich dann die Ventromedianzone, um den Boden des Rautenhirns zu bilden, zu einer, namentlich durch die Ausbildung der weissen Substanz, aber auch durch die Anwesenheit von etwa 10 Zellschichten gesteigerten Dicke, um sich caudalwärts ins Rückenmark zu verlieren.

In Textfig. 14—19 seien noch ein Längsschnitt und verschiedene Querschnitte aus dem Entwickelungsstadium 48 wiedergegeben. Sie illustriren die auf dieser Stufe von den Zuständen beim erwachsenen

Thiere noch stark abweichenden Verhältnisse, sowohl in Bezug auf Contour als auch auf Vertheilung und Mächtigkeit der grauen und weissen Substanz. Wir verzichten darauf, den Abbildungen eine Besprechung der Befunde beizufügen, da erstens die uns vorliegenden 10 μ-Serien uns keine Unterscheidung von Zellformen gestatteten, zweitens aber uns Serien aus späteren Stadien nicht zu Gebote standen, welche die Kluft zwischen diesen noch embryonalen Verhältnissen und denjenigen des Adulten überbrückt hätten.

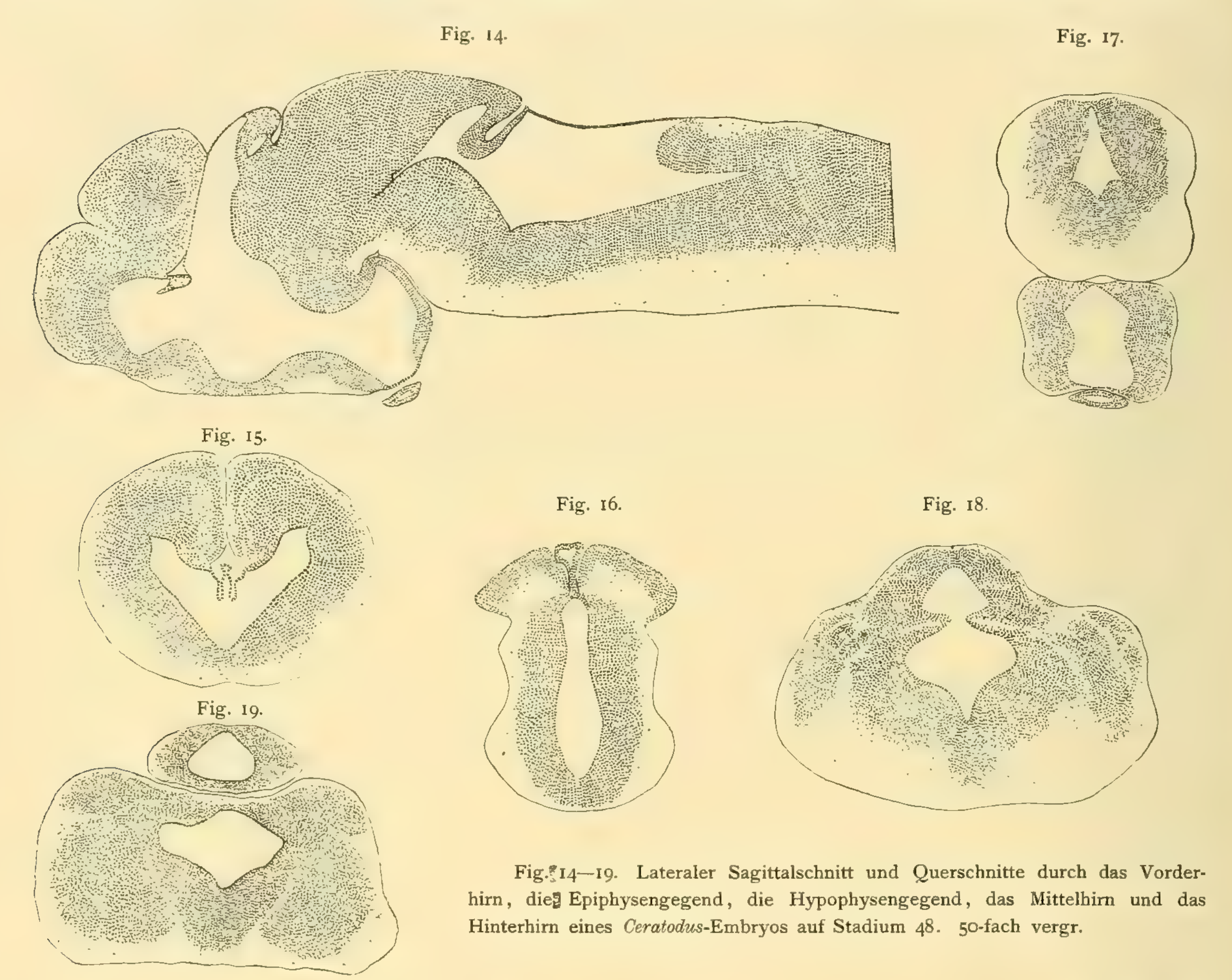


Fig. 14—19. Lateraler Sagittalschnitt und Querschnitte durch das Vorderhirn, die Epiphysengegend, die Hypophysengegend, das Mittelhirn und das Hinterhirn eines *Ceratodus*-Embryos auf Stadium 48. 50-fach vergr.

Wie bedeutend die Abweichungen noch sind, zeigt unter anderem die noch ganz schwache Entfaltung des Kleinhirns, das eine blosse dorsale Lamelle darstellt, ohne die geringste Andeutung des für das erwachsene Gehirn so charakteristischen Torus medianus. Dafür, dass in Stadium 48 im Gebiete des Vorderhirns bedeutende Umgestaltungen vor sich gehen, sprechen die auf Textfig. 14—15 sichtbaren merkwürdigen Kerngruppirungen, die wohl als Richtungslinien von Zellwanderungen aufzufassen sein dürften.

Die Entwickelung des Gehirns ist von N. Sewertzoff[1]) gestreift worden. Seine Reconstruction des Gehirns vom Stadium 47 (Textfig. 4) beweist, wie viel bei dieser Technik von der Wirklichkeit der Objecte verloren geht, wenn ihre Produkte nicht durch makroskopische Präparate controlirt werden. Ausserdem aber sind an seiner Figur das Vorderhirn irrthümlich als Lobus olfactorius, dieser aber als Lobus postolfactorius

1) Zur Entwickelungsgeschichte von *Ceratodus forsteri.* Anat. Anz., Bd. XXI, No. 21.

bezeichnet, obgleich er schon seiner äusseren Lage nach diesem von BURCKHARDT bei *Protopterus* unter schiedenen Höcker nicht entsprechen kann. Ungenau ist auch der Verlauf des Olfactorius wiedergegeben. Zugleich mit der falschen Homologisirung der Abschnitte des Vorderhirns verbindet ihn SEWERTZOFF dorsal mit dem Vorderhirn, das er für den Lobus olfactorius hält. In Wirklichkeit strahlen die Olfactoriusfasern von der Riechschleimhaut über die ganze ihr zugewandte Calotte des Lobus olfactorius in Gestalt von Faserbündeln aus.

Auch den „Nervus praeopticus“, wie SEWERTZOFF den von PINKUS beim erwachsenen *Protopterus* gesehenen Nerven benennt, hat er bei den Embryonen von *Ceratodus* wieder gefunden. Die Beschreibung lautet p. 605/606: „2) N. praeopticus (Fig. 4, I, Fig. 5, I). Diesen Namen schlage ich für einen sonderbaren Nerven, welcher von der ventralen Seite des Vorderhirns, rostral von der Ausgangsstelle des N. opticus entspringt, vor. Er ist meines Wissens bei *Ceratodus* noch nicht beschrieben worden und entspricht nach Abgang und Endigung dem von PINKUS (95) bei *Protopterus* entdeckten und von ihm als „neuer Nerv“ bezeichneten Nerven. Er entspringt, wie gesagt, von der ventralen Seite des Vorderhirns, zwischen den Vorderhirnhemisphären und läuft als sehr dünner Nervenstrang an der Innenseite des entsprechenden Nasensackes (Fig. 4 und 5 I_1); an der vorderen Partie des Nasensackes angelangt, bildet er ein ansehnliches rundes Ganglion) Fig. 4 und 5 G N I_1), aus welchem er wiederum als dünner Nervenstrang herausgeht und ventralwärts verläuft, um im Epithel des vorderen Nasenloches zu enden. Ich möchte betonen, dass bei *Ceratodus* der N. praeopticus mit dem N. olfactorius, welcher dorsal von ihm, von einer ganz anderen Region des Gehirns abgeht, nichts zu thun hat; dass er ein Ganglion besitzt[1]), was seine Aehnlichkeit mit den übrigen sensiblen Nerven erhöht; dass er in dem von gewöhnlichem, nicht von Riechepithel, ausgekleideten vorderen Nasengang endet, so dass es unwahrscheinlich ist, dass er zur Riechfunction diene. Darum glaube ich, dass wir hier im N. praeopticus der Dipnoer wirklich einen „neuen Nerv“ und nicht einen ventralen Zweig des Olfactorius, wie es bei manchen Amphibien vorkommt, vor uns haben.“

An den SEMON'schen Schnittserien konnten wir die Existenz des Ganglions des N. praeopticus nur bestätigen, ebenso den caudal gerichteten Theil des Nerven sicher, den oral gerichteten weniger sicher; der erstere liess sich auch als geschlossenes Bündel bis gegen das Hirn hin verfolgen, konnte aber in keinem Falle auf seinem Eintritt ins Gehirn ertappt werden, am allerwenigsten schien er aber da einzutreten, wo SEWERTZOFF vermuthet. Was nun die PINKUS'schen Beobachtungen betrifft, so war PINKUS seiner Zeit so freundlich, den einen von uns (BURCKHARDT) die Photographie der Schnitte zuzusenden, welche den Durchtritt des Nerven durch die Membrana limitans externa beweisen sollte. Der Zusammenhang zwischen Nerv und Gehirn war indes nicht so klar, dass wir uns von der Nothwendigkeit hätten überzeugen können und eine p. 580 mitzutheilende Beobachtung an *Callorhynchus* legt den Gedanken nahe, dieser N. praeopticus sei ein Trigeminusast, der zugleich mit den basalen Venen des Gehirns die Schädelhöhle betrete sowohl bei *Ceratodus*, wie bei *Callorhynchus*, vielleicht also insgesammt bei Dipnoern und Holocephalen ein selbständiges Ganglion bilde von dem Nerven nach der Riechschleimhaut hin ausstrahlen. Inwiefern dieser Einrichtung für die niederen Vertebraten eine allgemeine Bedeutung zukommt, ist erst noch festzustellen.

1) Bei *Protopterus* (PINKUS) fehlt diesen Nerven ein Ganglion.

Zweiter Theil.

Vergleichung des Gehirns von Ceratodus mit dem der übrigen Fische.

Von Prof. **Rudolf Burckhardt.**

I. Einleitung.

Ein so eigenthümliches Gehirn, wie das von *Ceratodus*, kann nur gewerthet werden, wenn es von breitester Basis aus beurtheilt wird. Dazu nöthigt schon die isolirte Stellung von *Ceratodus* innerhalb der lebenden Dipnoer und die der Dipnoer innerhalb der Fische überhaupt. Es wird also zunächst festzustellen sein, wie sich das *Ceratodus*-Gehirn zu dem von *Protopterus* und *Lepidosiren* einerseits verhält, dann aber auch zu dem der Ganoiden andererseits, drittens zu dem der Selachier und endlich zu dem der Fische im Allgemeinen. Innerhalb der Ganoiden werden es jedoch nur *Polypterus* und *Acipenser* sein, die in Betracht kommen, da die Gehirne von *Lepidosteus* und *Amia* sich denen der Teleostier eng anschliessen und da ausserdem die beiden jungen Stämme der Lepidosteiden und Amiaden für den Anschluss der Dipnoer an die Ganoiden nicht ernstlich herangezogen werden können.

Die Frage, inwiefern nun aber die vom Gehirn abzuleitenden Kriterien für die Beurtheilung der Verwandtschaft von *Ceratodus* verwendbar sind, bedarf meiner Ansicht nach der Discussion zwischen dem Hirnmorphologen und dem Systematiker, der in gleicher Weise wie er die Resultate der Erforschung des Hirns entgegennimmt und abwiegt, auch mit den an anderen Organsystemen gewonnenen verfährt. Ich möchte also meinerseits hierin nicht zu weit gehen, sondern für die letzte zoologisch-systematische Zusammenfassung nur Materialien zum Entscheid liefern. Immerhin darf wohl hervorgehoben werden, dass sich meine Ansicht hierüber nicht nur auf die Kenntniss des Hirns niederer Wirbelthiere überhaupt stützt, sondern dass ich auch den Zusammenhang zwischen Hirnbau und phylogenetischer Verwandtschaft innerhalb der Selachier, aber auch bei den übrigen Fischtypen vielfach und durchweg aus eigener Anschauung zu prüfen Gelegenheit gehabt habe. Was mir daher an specieller Kenntniss der übrigen Anatomie und Entwickelungsgeschichte von *Ceratodus* abgeht, mag theilweise durch meine Studien an anderen Fischen ersetzt werden.

Für den vorliegenden Zweck erwies sich mir bald die Nothwendigkeit, das Vergleichsmaterial möglichst unmittelbar im Anschluss an das Studium des *Ceratodus*-Gehirns neu zu gestalten. Für *Protopterus* verfügte ich zwar über mein früher beschriebenes Material. Doch bemerkte ich erst jetzt, 12 Jahre nach Erscheinen jener Arbeit, Lücken, die auch durch die vortreffliche Arbeit von Pinkus über die Hirnnerven von *Protopterus* nicht ausgefüllt waren und die ich nun auszufüllen hatte. Die Arbeit J. G. Kerr's über *Lepidosiren paradoxa* ergänzte in sehr willkommener Weise unsere Kenntniss des Dipnoerhirns und brachte namentlich dessen Entwickelungsgeschichte zum ersten Mal. Bemüht, mir auch die Autopsie dieses seltenen Objectes zu verschaffen, wandte ich mich an J. G. Kerr mit der Bitte um Vergleichsmaterial. Leider konnte mein Freund mir aber nur insofern entsprechen, als er mir einige Köpfe von *Lepidosiren* übersenden konnte, von deren Conservirungszustand er mir von vornherein nichts versprach. Das Material reichte denn auch gerade hin, um mich von der Aehnlichkeit des Gehirns in den wesentlichsten Zügen mit dem

von *Protopterus* zu überzeugen. Für die Störe besitze ich von früher eine Medianschnittserie des Sterletgehirns, sowie eine Serie eines älteren Embryo, den mir einst Herr Prof. CORNING schenkte. Im Uebrigen hielt ich mich vorzugsweise an die Arbeiten von GORONOWITSCH und JOHNSTON, von denen die erstere mehr brauchbare Angaben enthält, während die letztere bei sorgfältigster Beschreibung des Faserverlaufes und der Ganglienzellen gerade die zur Vergleichung nöthigen Elemente: Stützsubstanz, Epithelien, Proportionen des Gehirns so wenig behandelt, dass hier eine ergänzende Arbeit dringend nöthig wäre. Für *Protopterus* erhielt ich 1897 ein mir sehr werthvolles Exemplar der Species *senegalensis* von 28 cm Länge von Herrn Hofrath STEINDACHNER, dem ich hierfür zu besonderem Danke verpflichtet bin. Auch Herr Hofrath M. FÜRBRINGER unterstützte mich mit dem Kopfe eines ca. 45 cm langen *Protopterus annectens*, aber auch mit 2 kleinen Exemplaren von *Polypterus palmas* (11 cm und 16,5 cm), deren eines in situ präparirt wurde, während das andere eine Medianschnittserie lieferte. Von grösstem Werth war indessen ein *Polypterus senegalensis* von 62 cm, den ich der Güte von Herrn Prof. BASHFORD DEAN in New York verdanke. Das Thier war von ihm mit einer auch relativ feine Gefässe erfüllenden Zinnobermasse injicirt und in Alkohol vorzüglich conservirt worden. Es gestattete vor allem die Beurtheilung derjenigen Veränderungen, die im Verlauf des späteren Wachsthumes das Hirn noch in Mitleidenschaft ziehen. Sehr schöne und wohl conservirte Exemplare der Gehirne von *Amia* und *Lepidosteus* schenkte mir Herr Prof. HANS VIRCHOW, wofür ihm, auch wenn ich diese Materialien hier nur nebenbei berücksichtigen kann, doch schon an dieser Stelle mein aufrichtigster Dank gebührt. Das Material an Selachiern, das mir zu Gebote stand, kann hier nicht einzeln aufgeführt werden; das wird binnen Kurzem an anderem Orte geschehen.

II. Ansichten der bisherigen Bearbeiter des Ceratodus-Gehirns über dessen systematische Bedeutung.

GÜNTHER's Material war zu mangelhaft, als dass über das Gehirn Einiges hätte festgestellt werden können. Die einzige ein vergleichendes Urtheil enthaltende Bemerkung, das *Ceratodus*-Gehirn scheine dem der übrigen Dipnoer sehr ähnlich zu sein, hat sich nicht bestätigt.

HUXLEY fand das *Ceratodus*-Gehirn „singular and interesting", da es einerseits dem der Marsipobranchier (wobei nur die Petromyzonten gemeint sein können, nicht die Myxinoiden), dem der Ganoiden und Amphibien in zweiter Linie und dem der Holocephalen und Plagiostomen in dritter Linie gleiche. Mit anderen Worten, es sei ein eigenartiges Fischgehirn genereller Art, das allein zu dem der Teleostier keine näheren Beziehungen zeige. Die Aehnlichkeit mit dem *Petromyzon*-Gehirn begründet HUXLEY mit der grossen Glandula pinealis, welche er aber, wie oben gezeigt wurde, gar nicht vor Augen gehabt hat; die mit den Ganoiden und Amphibien damit, dass das Cerebellum von *Ceratodus* grösser sei als das von *Petromyzon*. Dies ist natürlich ein völlig schiefes Urtheil. Denn, obschon das Cerebellum von *Ceratodus* grösser ist, so ist doch gerade die Grösse desselben zu einem Versuche, solche Beziehungen zwischen den genannten Ordnungen herstellen zu wollen, total ungeeignet. Denn einmal lässt sich von einem Kleinhirn der Ganoiden, resp. einer einigermaassen fassbaren Uebereinstimmung dieser Hirnregion bei den verschiedenen Ganoiden überhaupt nicht reden. Was aber das Kleinhirn der Urodelen betrifft, so hat es wohl mit dem von *Protopterus*, aber weder mit dem von *Ceratodus* noch von den Ganoiden eine Aehnlichkeit. Die eingehende Erörterung der Aehnlichkeit mit den einzelnen Ganoidengattungen soll später unsere hier allgemein gehaltene Ablehnung rechtfertigen. Dass sodann mit dem Hirn von *Acipenser* und *Raja* eine Uebereinstimmung in den Proportionen des Zwischenhirns bestehe, ist nichtssagend und bedarf keiner Discussion. Als einziges richtiges Urtheil bleibt übrig, dass *Ceratodus* in der Configuration des Vorderhirns

den Plagiostomen gleicht. Endlich vindicirt ihm HUXLEY eine centrale Stellung innerhalb der Fische, womit er, wie so oft, instinctiv der Wirklichkeit am nächsten gekommen ist, wenn auch seine Gründe nicht Stich halten.

BEAUREGARD beurtheilt die systematische Bedeutung des *Ceratodus*-Gehirns etwa folgendermaassen: Es sei in den wesentlichen Punkten dem der übrigen Dipnoer vergleichbar, doch mit Abweichung in einigen wichtigen Punkten. Ihm scheint das Vorderhirn durch die vermeintliche Abwesenheit der Lobi inferiores und die eigenartige Entwickelung des Hinterhirns plagiostomenähnlich. Die Höhe des Vorderhirns, die Beschaffenheit des Zwischenhirns, die Abwesenheit der Lobi inferiores, der allgemeine Ausbildungsgrad des Mittelhirns und des Infundibulums sollen Punkte der Uebereinstimmung mit den übrigen Dipnoern, ja sogar mit den Amphibien bilden. Doch ist kein einziges dieser Merkmale stichhaltig. Anderseits giebt BEAUREGARD als Differenzen zwischen *Ceratodus* und *Protopterus* den Grad der Spaltung des Vorderhirns, die bedeutende Querausdehnung des Vorderhirns, das Verhalten der Bulbi olfactorii, die Paarigkeit des Mittelhirns bei *Ceratodus* und die Unpaarigkeit bei *Protopterus*, die Unterschiede des Hinterhirns an, abgesehen von irrthümlichen Differenzen, wie dem Grad der Oeffnung der Rautengrube. Das Hirn von *Ceratodus* sei daher zwischen das der Plagiostomen und das der Dipneumonen zu stellen.

Ihm reiht sich zunächst WILDER an. Er giebt eine allgemeine systematische Tabelle über die Uebereinstimmung und Verschiedenheit der Dipnoer und anderer Gruppen, besonders der Plagiostomen und Amphibien, und hält die Betonung der Herz- und Hirncharaktere zur Unterscheidung der Gruppen aufrecht. Was speciell die Beziehungen von *Ceratodus* und *Protopterus* betrifft, so soll bei beiden das Vorderhirn aus einem Paar grosser Lappen bestehen, deren Höhlen durch eine relativ schmale Aula verbunden sind. Dieses Merkmal hat erstens für *Ceratodus* keine Gültigkeit, und zweitens kommt es eher den hoch specialisirten Selachiern zu, wenn man überhaupt glaubt, die Hirnhöhlen so scharf von einander unterscheiden zu dürfen, wie es zu geschehen pflegt. Die Dipnoer sollen aber diesen Charakter mit den über ihnen stehenden Vertebraten theilen. Das könnte demnach nur für die Dipneumona gelten, nicht für *Ceratodus*. Im Gegensatz zu *Protopterus* steht die Existenz eines langen, dicken Supraplexus bei *Ceratodus*, der die Nervenmasse der ganzen Länge nach unterbricht und in jeden Lappen eine Verlängerung entsendet. Hiermit drückt WILDER jedenfalls eine der stärksten Differenzen aus, ohne sie indes im Einzelnen scharf zu präcisiren. In der Betonung des Unterschiedes der Lobi olfactorii schliesst WILDER an BEAUREGARD und HUXLEY an. Die Aehnlichkeiten, auf Grund deren HUXLEY dem Hirn von *Ceratodus* eine centrale Stellung zuspricht, sind entweder trivial oder mit anderen Gruppen gemeinsam. In Bezug auf das Gehirn habe *Ceratodus* keine nahe Verwandtschaft mit den Plagiostomen, noch weniger mit Holocephalen, Ganoiden, Teleostiern, Marsipobranchiern. Nach der Meinung WILDER's würden die Dipnoer eine den Amphibien coordinirte Klasse bilden, mit der sie auch zunächst verwandt seien. Bei den Dipnoern seien die cerebralen Partien ventral ausgebildet.

SANDERS erblickt in der Decke der Rautengrube eine Aehnlichkeit nach den Plagiostomen hin, ferner in der Beschaffenheit der Lobi olfactorii, in den Glomeruli olfactorii und den PURKINJE-Zellen, in den Lobi optici, deren Dachkern, der Structur des Hinterhirns, namentlich dessen oberflächlich liegendem Kern (Stiftzellen STIEDA's). Die Differenzen, die er den Plagiostomen gegenüber namhaft macht, sind die Unvollkommenheit der Ventrikel bei *Ceratodus* und die relativ stärkere Entwickelung des Nervengewebes, wobei zu beachten ist, dass SANDERS die niedersten Gehirnformen der Selachier (*Scymnus, Laemargus, Centrina*), woran das *Ceratodus*-Hirn direct anschliesst, nicht gekannt hat. Ferner die geringere Differenzirung der PURKINJE-Zellen, die schwächere Ueberdachung des Rautenhirns durch das Hinterhirn. Mit den Ganoiden theile *Ceratodus* die relative Kleinheit des Mesencephalons und Thalamencephalons und die Proportionen des

Kleinhirns, mit *Petromyzon* und Teleostiern nur histologische, allen Fischen zukommende Merkmale. Nach den Dipneumonen hin zeige *Ceratodus* nicht mehr Aehnlichkeit als nach den übrigen Unterklassen. Die allgemeine Configuration und Vollkommenheit der Cerebrallobi, die Beschaffenheit der Regio olfactoria seien Unterschiede; die Kleinheit des Mittelhirns, die Breite der Medulla oblongata, der rudimentäre Zustand des Hinterhirns (!) trotz der Differenz zwischen *Ceratodus* und *Protopterus* Punkte der Uebereinstimmung. Mit den Amphibien („der anderen Abtheilung der Klasse Ichthyopsida"!) scheinen ebenso viele Differenzen wie Uebereinstimmungen vorhanden zu sein, „so dass *Ceratodus* vom Standpunkt des Nervensystems aus ganz isolirt und, obschon mit allen Gliedern der Klasse der Fische in gewisser Hinsicht übereinstimmend, doch beinahe keiner derselben verwandt ist".

Ich selbst habe früher die Charaktere der Fischgehirne tabellarisch ausgedrückt und dabei *Ceratodus* nur nach den Forschungen der Autoren gekannt und eingereiht, so dass ich mich genöthigt sah, zu einer Reihe von wichtigen Punkten, mehr als bei irgend einer anderen Form, Fragezeichen zu setzen, da mir die vorhandenen Beschreibungen nicht zuverlässig genug erschienen. Meine in jener Arbeit gegebene Uebersicht der phyletischen Entwickelung des Gehirns würde ich natürlich jetzt nach einem Jahrzehnt des Studiums an Fischgehirnen in dieser Form nicht mehr aufrecht erhalten. Nur eines scheint mir daraus jetzt noch ersichtlich, nämlich wie schlecht bekannt damals das *Ceratodus*-Gehirn war, namentlich in Bezug auf die anatomischen Kriterien, die gerade systematisch werthvoll erschienen, wie wenig es sich daher auch zu einer solchen Rubrizirung eignete.

Suchen wir zunächst ein allgemeines Resultat aus dieser Beurtheilung des *Ceratodus*-Gehirns abzuleiten, so lautet es dahin: Günther schien es dem der übrigen Dipnoer sehr ähnlich, Huxley erkannte seine Eigenart, vermuthete aber Beziehungen zu dem Hirn aller Fische ausser den Teleostiern und vindicirte ihm endlich eine centrale Stellung; in den speciellen Vergleichen war er wenig glücklich. Beauregard ertheilt ihm eine Mittelstellung zwischen dem der Dipneumonen und der Plagiostomen; nach den ersteren orientirt er es jedoch auf Grund ungeeigneter Merkmale. Dabei erkennt er einige der Unterschiede, die das Hirn von *Ceratodus* von dem von *Protopterus* trennen, dessen Beschreibung Fulliquet eben geliefert hatte. Wilder fasst sein Endurtheil dahin zusammen, dass eine nahe Verwandtschaft des Hirns von *Ceratodus* mit dem der Plagiostomen nicht vorhanden sei, wohl aber Coordination und Verwandtschaft der Dipnoer mit den Amphibien. Sanders endlich hält an der isolirten Stellung des *Ceratodus*-Gehirns fest, ohne die Aehnlichkeit mit den Plagiostomen wohl genügend zu erörtern.

Hieraus ist ersichtlich, dass die durch das Studium des *Ceratodus*-Gehirns ausgelösten Meinungen der Autoren sehr weit auseinandergehen und keineswegs ein einheitliches Resultat ergeben. Einheitlich ist bis zu einem gewissen Grade nur die Methode, wonach sie verfahren, und bevor wir selbst die Stellung von *Ceratodus* discutiren, sei dieser historischen Bedingtheit der Autoren einige Aufmerksamkeit geschenkt. Alle diese Autoren standen noch unter dem Eindruck, es müsse möglich sein, einfache Hirndiagnosen für die Unterklassen der Fische aufzustellen. Innerhalb der Dipnoer allerdings erschütterte sich diese Zuversicht immer mehr, und es ist trotz fortschreitender Untersuchung keiner darauf ausgegangen, eine einheitliche Charakteristik des Dipnoergehirns geben zu wollen. Dennoch aber wurde bis auf Sanders hinab von einem Plagiostomenhirn insgesammt geredet auf Grund von beschränkten Kenntnissen einiger weniger Selachiergehirne. Aber dabei kannten alle Autoren weder die primitiveren Formen der Squalidengehirne, noch die Entwickelungsprocesse phylogenetischer Art innerhalb des Selachiergehirns. Wie wenig sie mit den Gehirnen der Ganoiden vertraut waren, erhellt schon daraus, dass immer der Vergleich des *Ceratodus*-Gehirns mit „dem Ganoidenhirn" aufmarschirt, als ob es als ein solcher Typus existirte! Ausserdem fehlte die Kenntnis von *Polypterus* fast vollständig. Die einzige Linie, worauf positive Fortschritte erzielt wurden, ist die all-

mähliche Herausarbeitung der Differenzen zwischen dem Hirn von *Ceratodus* und *Protopterus* und die dauernde Errungenschaft, welche festgehalten wurde, die Einsicht Huxley's, dass das *Ceratodus*-Hirn hervorragend eigenartig sei. Die Constanz dieser Ansicht drückt am lebhaftesten die Rathlosigkeit der Autoren gegenüber diesem Objecte aus. Auf Grund meiner Erfahrungen über das Gehirn der Fische möchte ich von vornherein darauf verzichten, die Eintheilung der Fischklasse auf das Gehirn übertragen zu wollen. Es scheint mir vielmehr die Aufgabe zu sein, dass wir, nach schärferer Präcisirung des Thatbestandes an und für sich, danach fragen, wie auf Grund besser zusammenhängender phyletischer Reihen des Hirns einerseits und der durch die Paläontologie und vergleichenden Anatomie vorgezeichneten Phylogenie von *Ceratodus* anderseits das *Ceratodus*-Gehirn sich deuten lässt. Dagegen lehne ich eine auf das Hirn begründete systematisch-zoologische Diagnostik der Fischordnungen ab.

III. Ceratodus und Protopterus.

A. Beziehungen zwischen dem Hirn und dem übrigen Kopf.

Für die Vergleichung der beiden Gehirne sei zunächst auf die Textfiguren 1 und 20 verwiesen. Beide Figuren konnten nicht einander genau entsprechend angelegt werden, man beachte also, dass die durch Horizontalschnitt blossgelegten Theile nicht ihren Grössenverhältnissen nach vergleichbar sind. Ferner stammen sie von Exemplaren sehr ungleicher Körpergrösse. Es macht sich hier ganz besonders der Mangel fühlbar, dass keine *Ceratodus*-Exemplare von geringeren Dimensionen und keine voll ausgewachsenen von *Protopterus* erhältlich waren. Was das zu bedeuten hat, wird erst ganz verständlich werden, wenn wir unsere Beobachtungen am Hirn von *Polypterus* werden mitgetheilt haben. Vorwegnehmend betonen wir hier aber schon, dass der Grössenunterschied der zur Vergleichung herangezogenen Exemplare nicht vernachlässigt werden darf und dass er sich in folgenden Punkten geltend macht.



Fig. 20. Horizontalsitus des Gehirns von *Protopterus annectens*, ca. 45 cm. 2-fach vergr.

Erstens in der Geräumigkeit der Schädelhöhle von *Ceratodus*. Die einzige Stelle, an der das Hirn von *Protopterus* weitere Distanz von der Schädelwand nimmt, ist der Präcerebralraum, wogegen es sonst allerorts sich nicht erheblich entfernt. Dabei ist aber zu berücksichtigen, dass *Protopterus* das Dreifache der Länge des vorliegenden Exemplares erreicht. Folglich muss angenommen werden, dass auch dann ein anderes Verhältniss zwischen Hirn und Schädelhöhle bestehe, ja bereits auf der doppelten Grösse, welche etwa unseren Exemplaren von *Ceratodus* entsprechen würde.

Zweitens in der Quantität der Hirnmassen, und zwar nicht nur der Gesammtmassen, sondern auch der verschiedenen Theilabschnitte. *Ceratodus* besitzt die dünneren Hirnwandungen und dabei mit Ausnahme der Bulbi olfactorii die weniger prominenten verdickten Hirnpartien als *Protopterus*. Die gesammte Hirnmasse von *Protopterus* erscheint schon auf den ersten Blick compacter als diejenige des lang ausgedehnten *Ceratodus*-Gehirns. Man wäre danach geneigt, nach diesen Merkmalen das Hirn von *Protopterus* als das „höhere" zu bezeichnen; sie können aber nicht als entscheidend angesehen werden. In Folge der auf Fixation an bestimmten Punkten beruhenden Zerdehnung, welche das Hirn im späteren Leben weiter wachsender Fische erfährt, lockert sich der Verband der Hirnmassen unter sich erst allmählich. Sodann ist bekannt, dass die Mittelhirn- und Vorderhirnmassen auf späteren embryonalen Stufen stets stärker hervortreten als im erwachsenen Gehirn, da ihre Embryonalentwickelung durch die quantitativen Anforderungen der Function bestimmt wird, nicht durch die genetische Bedeutung (vergl. die Textfiguren von *Polypterus*, p. 569—572). Es ist aber anzunehmen, dass zwischen dem uns zu Gebote stehenden Stadium des *Ceratodus*-Gehirns und der maximalen Ausbildung, die es überhaupt erreicht, kein wesentlicher Unterschied mehr sei, während die Gehirne von *Protopterus*, die bisher beschrieben wurden, keineswegs der definitiven Ausbildung, die dieses Gehirn überhaupt erreichen kann, entsprechen müssen.

Diese Instanzen, die bisher bei der Vergleichung von Fischgehirnen überhaupt ausser Acht geblieben sind, möchte ich in erster Linie in Rechnung gestellt wissen.

Für die Differenzen beider Gehirne können die physiologischen Ansprüche der Sinnesorgane nicht verantwortlich gemacht werden. Bei den Selachiern lässt sich die Beobachtung machen, dass sehr beträchtlichen Verschiedenheiten im Ausbildungsgrade der Augen in der Quantität und Differenzirung des Mittelhirns nur relativ geringe Verschiedenheiten entsprechen. Daher kann der relativ geringe Grad der Schwankungen in der Ausbildung der Sinnesorgane im Allgemeinen innerhalb der Dipnoer nicht von erheblicher Bedeutung für die äussere Form sein. Dasselbe gilt für die Ganoiden.

Ein weiterer Factor, der den Hirnbau im Allgemeinen, daher auch im vorliegenden Falle beeinflusst, ist die Quantität und Lage der den Kopf bildenden Massen. Bei Betrachtung unserer Horizontalschnitte wird man zuerst über die Ausdehnung des knorpeligen Schädels erstaunen. Trockenpräparate oder Abbildungen seiner äusseren Configuration, die die Deckknochen unverhältnissmässig in den Vordergrund rücken, geben hiervon keine Vorstellung. Demgemäss ist aber auch der äusseren Bedeckung des Schädels kein erheblicher Einfluss auf die Configuration des Gehirns zuzubilligen. Wenn wir nun den Schädel durch eine Transversallinie in zwei Hälften zerlegen, so zeigt es sich, wie übrigens auch bei der Vergleichung der äusseren Form, dass die hintere Hälfte bei *Protopterus* und *Ceratodus* ziemlich ähnlich ausgebildet ist. Stärker aber sind die Differenzen in der vorderen Hälfte, und zwar möchte ich dieselben auf die functionellen Ansprüche an die Kaufläche und die entsprechende Form des Gebisses zurückführen. Die Architectur des rostralen Schädels wird bei beiden Formen stark von ihr beherrscht. Während aber bei *Ceratodus* die Kaufläche breit und mehr seitlich gelegen ist, ist sie bei *Protopterus* auf wenige Punkte am Vorderende der Schnauze concentrirt. Dies wirkt auf die den Sockel des eigenthümlichen Gebisses bildenden Knochen zurück, auf die Pterygopalatina, wie aus unseren Figuren ersichtlich ist, besonders wenn man den Abstand der beiden Pterygopalatina unter sich und nach dem Rostrale hin abschätzt. Bei *Ceratodus* besteht ein beträchtlicher Zwischenraum zwischen dem Geruchsorgan und dem relativ kleinen Auge. Auf dieser Fläche tritt die Matrix der Oberkiefergebisse und der lateral von ihr gelegene Sinus venosus zu Tage. Bei *Protopterus* hat sich diese Distanz verkürzt. Die Kaufläche hat aber gleichzeitig mit ihrer rostralen Verschiebung stärkere knöcherne Stützen erzeugt. Diese verengern den Raum, welcher bei *Ceratodus* für die Bulbi olfactorii zur Verfügung stand. Die Veränderung der Kaufunction und der Gebisskämme

innerhalb der Stammesentwickelung der Dipnoer, und ihre Rückwirkung auf die Architectur des rostralen Schädels bilden eine Kette von Factoren, weche in letzter Linie die Vorbedingung für eine der wesentlichsten Differenzen beider Gehirne, für die Gestaltung der Regio olfactoria, sind. Bei vielen Fischen kommt derselbe Unterschied vor, aber die Bedingungen bleiben für jeden einzelnen Fall zu analysiren, bevor über die Allgemeinheit dieser Bedingungen etwas ausgesagt werden kann. Phylogenetische Processe des einen Organs greifen in die Ontogenie eines andern Organs ein. Wenn wir uns daher vorstellen, dass durch Verschiebung der Kaufläche das Pterygopalatinum dem Rostrale angenähert worden sei, so wird verständlich, dass allmählich in die individuelle Entwickelung des Hirns von *Protopterus* dieser Process eingegriffen und den Bulbus olfactorius an seinem Orte der Entstehung habe zurückhalten lassen, während sonst eher, als dass die Fila olfactoria sich strecken, die Hirnmasse, wo kein Hinderniss dafür vorliegt, eine Traction in der als Tractus olfactorius bezeichneten Gegend erfährt, wie innerhalb der Stammesgeschichte der Selachier. Dieser Fall mahnt denn auch zur Vorsicht in der phylogenetischen Deutung sitzender Bulbi olfactorii. Diese können einmal darauf zurückzuführen sein, dass wirklich kein Grund zur Streckung vorlag. Es kann aber auch ein rein mechanisches Hinderniss sie in dieser Lage zu beharren gezwungen, resp. sie wieder darein secundär verdrängt haben. Dies ist für ihr Verhalten bei *Protopterus* anzunehmen. Im Uebrigen scheint mir kein specieller Zusammenhang des *Protopterus*-Gehirns und seiner Umgebung nachgewiesen werden zu können.

B. Beziehungen der Theile des Hirns unter sich.

a) Vorderhirn.

Die durch Sitzenbleiben des Bulbus olfactorius hervorgerufene Veränderung beeinflusst begreiflicherweise auch die Masse des übrigen Vorderhirns. Da sich an ihm kein Tractus bildet, bleibt eine Zuspitzung desselben aus; seine Wandungen verlaufen mehr cylindrisch und sind dicker als bei *Ceratodus*, namentlich auch im Vergleich zu den Ventrikeln. Demnach ist das Vorderhirn von *Protopterus* im Vergleich zu dem von *Ceratodus*, wenn auch nicht höher entwickelt, so doch quantitativ stärker entfaltet. Und wie die Vorderhirnmasse im Allgemeinen durch Retention des Bulbus weniger zerdehnt wird, so sind speciell die caudalen Partien der Vorderhirnmasse caudal mehr von Einfluss auf die Gestaltung der Decke des 3. Ventrikels, deren weitgehende Unterschiede bei beiden Gattungen nunmehr zu vergleichen sind.

Bevor ich nun die bei *Ceratodus* und *Protopterus* sehr verschiedenen Gebilde der Decke des 3. Ventrikels vergleichen kann, sehe ich mich genöthigt, meine früher gegebene Schilderung des *Protopterus*-Gehirns zu ergänzen. Damals hatte ich in üblicher Weise das Gehirn herausgenommen, in Quer- und Längsschnittserien zerlegt und nach diesen beschrieben. Nachdem ich aber unterdessen bei Anlass der Untersuchung weiterer Fischgehirne inne geworden bin, wie wenig das übliche technische Verfahren geeignet ist, den wirklichen Zusammenhang dieser complicirten Gebilde erkennen zu lassen, bin ich zu makroskopischer Untersuchung, unterstützt natürlich durch die Lupe, zurückgekehrt und habe einen anderen Weg zur Controle des Gesehenen eingeschlagen, als blosse Revision der Schnittserien, nämlich die plastische Reconstruction. Da nun aber die Plexus des Hirns sehr starken Schwankungen ausgesetzt sind, die vom Turgor der betheiligten Flüssigkeiten, des Blutes und des Cerebrospinalliquor sowohl, wie auch von dem Conservirungsgrad herrühren, so habe ich auf die Reconstruction aus Schnitten verzichtet und aus freier Hand modellirt, wobei sich die künstlichen Deformationen der Epithelien auch leichter ausmerzen lassen.

Zur Berichtigung und Ergänzung meiner (*Protopterus*, p. 20) gegebenen Schilderung sei zunächst hervorgehoben (Textfig. 21), dass der von den Autoren seiner Zeit als „Zirbel" gedeutete, von EDINGER als Zirbelpolster unterschiedene Körper genau demjenigen entspricht, den wir auch bei *Ceratodus* antreffen. Aber auch bei *Protopterus* besteht er eigentlich aus zwei, median unter vielen Faltungen an einander gepressten, mit ihren Hälsen nach dem 4. Ventrikel offenen Blasen. Daher springt auch gegen seine Höhle, wie bei *Ceratodus*, median, dorsal, rostral und ventral eine vielfach gekräuselte Falte vor. Das gesammte Zirbelpolster erscheint kürzer und breiter als bei *Ceratodus*, enthält aber am herausgetrennten Gehirn dorsal median ebenso das Zirbelbläschen eingebettet wie dort. Was ich aber bei *Protopterus* seiner Zeit als Velum aufgefasst hatte, ist dies nicht, sondern nur eine bedeutende laterale Faltung des Zirbelpolsters, die, wie mechanisch leicht erklärlich ist, über die anderen Falten prävalirt, da sie unmittelbar unter dem Zirbelbläschen liegt. Die Velarfalte ist vielmehr sehr klein und über der Stelle anzusetzen, wo in meinem Medianschnitt (der ja auch in die Lehrbücher übergegangen ist) irrthümlich *Pl. hem* steht. Damit fällt dann auch die Existenz einer Paraphyse, die ich dort, um einen vermeintlich indifferenten Namen ein-

Fig. 21. Fig. 22.

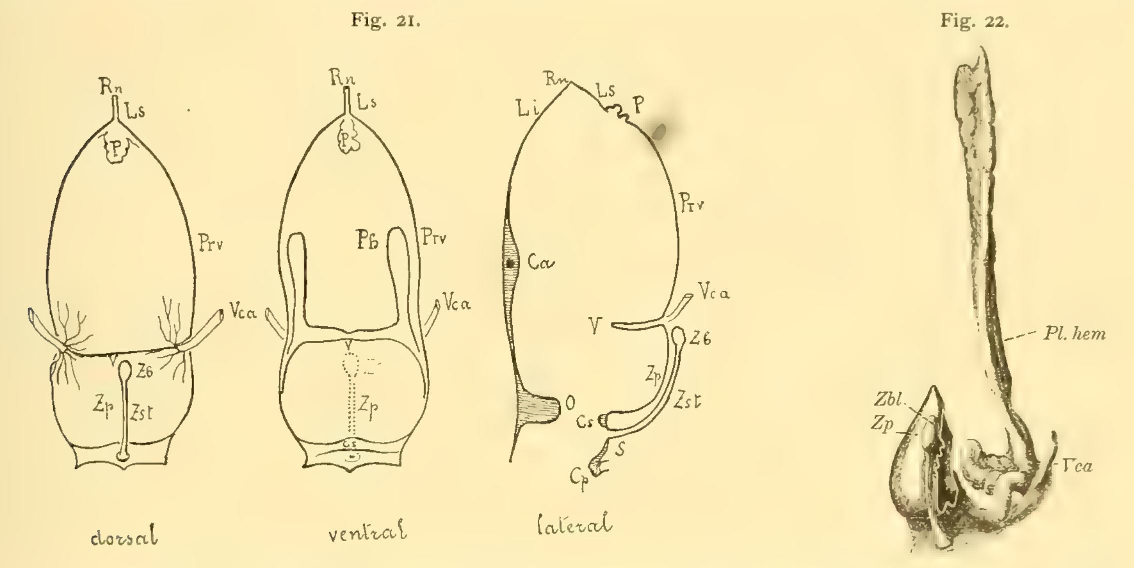


Fig. 21. Schematische Uebersicht der Bezeichnungen für die verschiedenen Theile der Decke des 3. Ventrikels. *Ca* Commissura anterior, *Cp* Commissura posterior, *Cs* Commissura superior, *Li* Lamina infraneuroporica, *Ls* Lamina supraneuroporica, *O* Opticus, *P* Paraphyse (?), *Ph* Plexus hemisphaerium, *Prv* prävelarer Abschnitt, *Rn* Recessus neuroporicus, *S* Schaltstück, *V* Velum transversum, *Vca* Vena cerebri anterior, *Zb* Zirbelbläschen, *Zp* Zirbelpolster, *Zst* Zirbelstiel.

Fig. 22. Decke des 3. Ventrikels von *Protopterus annectens* in dorsaler Ansicht. 8-fach vergr. Von dem Plexus hemisphaerium ist nur der rechte, vom Zirbelpolster nur die linke Hälfte dargestellt. *Pl. hem* Plexus hemisphaerium, *Vca* Vena cerebri anterior dextra, *Zbl* Zirbelbläschen, *Zp* Zirbelpolster.

zuführen, mit Conarium bezeichnet hatte, weg. So weit stimmen die Zustände von *Protopterus* mit denen von *Ceratodus* in relativ weitgehendem Maasse überein. Aber worin liegt das Kriterium, so wird man fragen, für die Diagnose des Velums, wenn es sich so leicht verwechseln lässt? Die Antwort lässt sich dahin geben: Das Velum selbst würde sich weder durch die Tiefe seines Einschneidens in die Ventrikel, noch durch anatomische und histologische Differenzirung unterscheiden lassen. Dagegen steht seine Ausbildung mit einer anderen, leichter zu beurtheilenden Erscheinung in directem Zusammenhang, nämlich mit dem Austritt der Venae cerebri anteriores aus diesem ihrem gesammten Sammelbezirk. Das Velum ist die Hauptfalte des gesammten durch die Venae cerebri anteriores erzeugten Faltensystems, das die Configuration der Decke des 3. Ventrikels so stark beeinflusst. Bei *Protopterus* wird es nun aber auf ein Minimum reducirt, und zwar weil der Austritt der Venae cerebri aus ihrem Gebiet

ziemlich weit lateral liegt und daher auf den Medianschnitt nicht so stark zurückwirkt, wie bei mehr längsgestreckten Decken des 3. Ventrikels, weil aber anderseits die gegen das Velum vordrängenden caudalen Massen des Vorderhirns höchstens zu seiner Abflachung beitragen. Vor dem Velum findet sich der kleine Recessus neuroporicus, der auch in meiner Figur von *Protopterus* eingetragen ist, unter welchem die Lamina infraneuroporica in der dort ebenfalls festgelegten Weise absteigt. Die allereigenthümlichste Bildung aber nehmen die Plexus hemisphaerium an, zwei paarige, schaufelförmig, flache mit ziemlich traubiger Oberfläche versehene Doppelblätter von Epithel. Ihre gesammte Form wird beherrscht: 1) von ihren Beziehungen zu den Venae cerebri anteriores; 2) durch die quantitativen Verhältnisse der Vorderhirnhemisphären und 3) durch offenbar sehr starke functionelle Ansprüche, die eine Entfaltung dieses Abschnittes hervorrufen, welche einen der schärfsten Unterscheidungscharaktere gegenüber *Ceratodus* liefern. Was zunächst den zweiten Punkt betrifft, so ist nicht zu leugnen, dass gewisse Beziehungen zwischen der quantitativen Entfaltung der Vorderhirnmasse und der Ausbildung dieser paarigen Plexus hemisphaerium existiren, wenn auch der Modus, wie sich die Plexus abzweigen, nicht lediglich durch diese Massen bestimmt wird und ferner die quantitativ meist entfalteten Vorderhirne innerhalb der Selachier, speciell der Centrobati, nicht eine directe und unbedingte Correlation zwischen beiden Verhältnissen ergeben, die für alle Fische als Regel gelten könnte. Sicherer ist der Nachweis zu erbringen, dass die specielle Gestalt dieser Gebilde mit von der Gestalt der Ventrikel bedingt wird, in die sie fast genau hineinpassen, und ferner, dass ihre Verbindungsstelle mit den übrigen Hirnwandungen total unter dem mechanischen Einfluss der Gefässe steht. Demnach strömen von der ganzen Breite des Hauptabschnittes allmählich sich verschärfende Kämme und Rinnen hervor, die caudalwärts verlaufen. Ausserdem aber ragt ein Nebenabschnitt, ein etwas gefurchter Zapfen, caudalwärts vor, dessen Furchen und Wülste, spiralig verlaufend, in die des Hauptabschnittes übergehen. Und endlich ein zweiter Nebenabschnitt, der, medianwärts gerichtet, ebenfalls durch einen schwachen Hals vom Hauptblatt getrennt, sich mit ihm an dessen Basis vereinigt. Diese ganze Wurzel der Plexus hemisphaerium aber setzt in voller Breite an dem epithelialen, quer verlaufenden Doppelblatt an, das median alsdann das Velum bildet. Die einzelnen also unterscheidbaren Abschnitte mit denen bei *Ceratodus* homologisiren zu wollen, wäre ein Ding der Unmöglichkeit. Eine Vergleichung beider Bildungen aber, soweit sie auch einander fremd zu sein scheinen, beweist nur zweierlei: Einmal, dass bei noch so weit gehender Differenzirung der lateralen Partien der Decke des 3. Ventrikels dennoch der Medianschnitt ausserordentlich constant bleibt. Denn bis zum Velum stimmen beide Formen völlig überein. Erst vor ihm treten die eigentlichen Differenzen auf, die sich wesentlich dahin geltend machen, dass *Ceratodus* einen relativ langen prävelaren Abschnitt besitzt, während er, sichtlich unter dem Einfluss der Hemisphärenbildung bei *Protopterus*, stark reducirt ist, dass ferner entsprechend ebenfalls der Hemisphärenbildung zwischen *Ceratodus* und *Protopterus* eine Retraction der epithelialen Abschnitte stattgefunden hat, nach Maassgabe der Ausbildung eines Mediansulcus, resp. von medialen Hemisphärenwandungen. Diese Retraction war die Vorbedingung, nicht die Ursache von einer Entfaltung der Plexus hemisphaerium, wie sie *Protopterus* (und *Lepidosiren*) gegenüber von *Ceratodus* charakterisirt, während der Einfluss der Venae cerebri auf die noch so verschiedene Configuration der Oberfläche nicht nothwendiger Weise sich wesentlich verändert zu haben braucht.

Wir würden demnach für die Gestaltung der ganzen prävelaren lateralen Epithelien in erster Linie die functionellen Anforderungen an sie, in zweiter Linie die Mechanik der Gefässverzweigung und erst in dritter Linie den allerdings relativ rascher wechselnden Factor der Entfaltung von Hemisphärenmasse und deren functionellen Anspruch verantwortlich zu machen haben. Endlich kann zur speciellen Gestaltung des Velums die transversale Distanz zwischen dem

Austritt der Venae cerebri anteriores aus der Decke des 3. Ventrikels beitragen, resp. die mechanischen Beziehungen zwischen der Austrittsstelle, dem inneren Widerstande der beiden Gefässe und ihrer Anheftung an der Stelle, wo sie in den Schädel eintreten. Jedenfalls aber sind es lauter laterale Differenzirungen, die das Bild des Medianschnittes modificiren, und im Vergleich zu ihren Modificationen sind die des Medianschnitts relativ gering. Es versteht sich von selbst, dass diesen Ausführungen über die Wachsthumsphysiologie dieser Gegend nicht nur die an den Dipnoern gemachten Erfahrungen zu Grunde liegen, sondern dass sie, aus dem gleichzeitigen Studium der übrigen Fische hervorgegangen, nur sich an den Dipnoern relativ günstig bestätigen lassen.

Man würde von vornherein bei der Verschiedenheit der äusseren Form der Hemisphären von *Ceratodus* und *Protopterus* auch geneigt sein, anzunehmen, dass der Bau der Hirnwand im Einzelnen sehr verschieden sein müsse. Dies ist in Wirklichkeit nicht der Fall. Die Unterschiede im olfactorischem Bezirk des Vorderhirns beeinflussen selbstverständlich auch die Structur, insofern als die Tractionswirkung, die zur Streckung des Tractus olfactorius führt, auch auf die davon betroffenen Wandungen zurückwirkt. Doch ist an unseren Präparaten keinerlei Erscheinung zu beobachten, die sich nicht dadurch erklären liesse, sondern die nur aus functionellen Anforderungen der Centren erklärbar wäre. Die Schichten, die am *Protopterus*-Hirn nachgewiesen wurden, sind auch am *Ceratodus*-Hirn vorhanden. Namentlich deutlich ist die Uebereinstimmung an demjenigen Theil der Hemisphären, der direct an die Lobi olfactorii anstösst (vergl. *Protopterus* Taf. II, Fig. 7 und *Ceratodus* Taf. XLII, Fig. 1).

Der durchgreifende Unterschied in der Bildung der Hemisphären besteht lediglich darin, dass, wie erwähnt bei *Ceratodus*, die medialen Wände weniger hoch hinaufreichen in Zusammenhang mit der Entfaltung der Lingula interolfactoria, dass die Hemisphärenwandungen im Allgemeinen dünner, die Ventrikel geräumiger sind. Dies zusammengerechnet mit der Entfaltung der Plexus legt den Gedanken nahe, es müssten all diese Erscheinungen auf eine Ursache zurückzuführen sein, die nicht in den nervösen Functionen gesucht werden kann, da das Nervenleben von *Ceratodus* sich von demjenigen von *Protopterus* kaum erheblich unterscheiden kann. Ja, man wird geradezu erstaunt sein, bei so wenig Grund zur Annahme einer Verschiedenheit der nervösen Function so sehr verschieden gebildete Vorderhirne anzutreffen. Es fragt sich, ob, abgesehen von den durch die Wachsthumserscheinungen des Kopfes erklärten Differenzen der Regio olfactoria, ein einheitlicher Grund für diese Differenzen zu finden sei. Aus der Kenntniss dieser beiden Gehirne heraus wäre er allerdings nicht abzuleiten, wir müssen vielmehr weiter ausgreifen und eine pathologische Analogie zum Vergleich heranziehen. Processe, wie sie pathologisch vorkommen, finden vielfach in der Phylogenie Analoga. Das Vorderhirn von *Ceratodus* sieht so aus, als ob es durch Hydrocephalia interna aus demjenigen von *Protopterus* entstanden wäre. Dass dies nicht sein Entstehungsmodus sein kann, ist selbstverständlich, aber nur diese Analogie lässt uns diese eigenthümlich grossen Blasen verstehen, die die Hemisphären bilden.

Vergegenwärtigen wir uns nur die physiologischen Bedingungen, die diese Deutung erklärlich machen. Innerhalb der Selachier finden sich vielfach Formen, deren äussere Lebensweise um nicht einmal sehr verschieden erscheint, bei denen aber plötzlich in den Bau des Hirns functionell jedenfalls unmöglich bedeutungslose Eigenthümlichkeiten des Circulationssystems eingreifen, die sich nicht aus vermehrten Anforderungen des nervösen Apparates allein erklären lassen. Ganz analog erscheint hier der grosse Unterschied in der Entfaltung der Plexus chorioidei der Dipnoer. Die Anforderungen der Lymphsecretion sind es also, die offenbar die Verschiedenheit in der Gestaltung dieser Gebilde hervorrufen, und es liegt zu nahe, Correlation zwischen dem Reichthum der Plexus chorioidei, der Grösse der Ventrikel, der Dünnheit der Hirnwand bei *Ceratodus* anzunehmen. Vom Standpunkt der Differenzirung der Nervensubstanz

ist also, wofern wir nur die Dicke der Hirnwand in Betracht ziehen, diese als primitiv anzusehen, gehen wir aber von dem Sonderungsgrad der Elemente aus, so bleibt sie nicht hinter der von *Protopterus* zurück. Stellen wir uns aber vor, dass das Gehirn auch von der Circulation beeinflusst wird, so wird es fraglich, ob wir hier von primitiv reden dürfen, und es könnte dieser Zustand der Hirnwand und das Verhältniss derselben zum Ventrikel auch pseudoprimitiv sein. Diese stark secretorische Bedeutung der Hirnepithelien kommt auch darin zum Ausdruck, dass bei *Ceratodus* die Hypophysis und die Decke des 4. Ventrikels ungemein stark ausgebildet sind, wie denn überhaupt innerhalb der Fischgehirne eine Correlation zwischen der Ausbildung der Plexus der Decke des 3. Ventrikels und der Hypophyse besteht. Das *Ceratodus*-Gehirn ist somit für uns nicht mit einem nur primitiven Vorderhirn ausgestattet, sondern dieses ist vielmehr durch allerlei Factoren secundärer Art beeinflusst. Man wird durch die Analyse seiner Form zu der Annahme gedrängt, dass die hauptsächlichsten Differenzen, die es von dem Vorderhirn von *Protopterus* unterscheiden, nicht durch die nervöse Function hervorgerufen sind, sondern einmal durch die Wachsthumsbedingungen, die aus der Architectur des ganzen Kopfes sich ergeben, anderseits durch die circulatorisch-secretorischen Functionen, denen das Gehirn in ausgedehnten Abschnitten zu dienen hat.

Ob sich Anhaltspunkte dafür ergeben, dass wir die Ausbildung des secernirenden Apparates am Gehirn mit andern Einrichtungen des Circulationssystems und mit der Lebensweise in Verbindung bringen können, mag zu entscheiden unseren Mitarbeitern anheimgegeben sein.

b) Mittelhirn.

Innerhalb des Zwischenhirns sind von keinem Autor erhebliche Differenzen zwischen *Protopterus* und *Ceratodus* zu Tage gefördert worden, wenn wir von der eben erwähnten stärken Ausbildung der Hypophyse von *Ceratodus* absehen. Dagegen bietet das Mittelhirn einen Unterschied dar, der allgemein aufgefallen, auch systematisch verwerthet, aber in keiner Weise erklärt worden ist: *Ceratodus* besitzt ein paariges Mittelhirn, *Protopterus* ein unpaariges. Es fragt sich zuerst: Ist diese Erscheinung aus der Verschiedenheit der Anforderungen an die optischen Centren zu erklären? Schon die Aehnlichkeit im Ausbildungsgrad der Augen lässt dies nicht erwarten. Ebensowenig die histologische Structur. Denn wir begegnen bei *Ceratodus* höchstens insofern einer geringeren Differenzirung der Lobi optici, als hier die Zellen ein weniger dem Ventrikel anliegendes Lager bilden als bei *Protopterus*. Gleich bleibt sich aber alles Uebrige, auch das Verhältniss zwischen Hirnwand und Ventrikel. Wenn wir aber bei *Ceratodus* caudalwärts fortschreiten, so ergiebt sich bald ein rein mechanischer Grund für die Trennung der Lobi optici durch eine dorsale Furche, welche caudal tiefer einschneidet, aber oral sich ausflacht. Es sind die Massen des Hinterhirns, welche durch Druck auf die Lobi optici zurückwirken. Für solche Druckwirkungen liessen sich aus der Phylogenie des Selachierhirns zahlreiche Beispiele anführen, die diesen Einzelfall illustriren würden. Die Nachbarschaft des eigenthümlich mächtig entwickelten Hinterhirns allein also ist es, die bei *Ceratodus* ein paariges Mittelhirn erzeugt. Wenn daher die Paarigkeit des Mittelhirns systematisch verwerthet werden soll, so kann es nur unter den Reserven geschehen dass sie nur als Symptom der weitgehenden Differenzirung des Hinterhirns, also als secundärer Charakter aufgefasst wird, dem keine selbständige Bedeutung zuerkannt werden darf.

c) Hinterhirn.

Das Eigenartigste, was das *Ceratodus*-Hirn aufzuweisen hat, ist das Cerebellum. Nicht nur unterscheidet es sich dadurch vom *Protopterus*-Hirn, sondern vom Hirn der meisten Fische. Die Verdickung der Medianzone gedeiht hier so weit, dass nur mit grösster Mühe noch in der dorsalen Medianlinie die Spuren der vorge-

gangenen Umwandlung sich durch eine minime Furche und nach ihr gerichtete Neurogliafortsätze zu erkennen geben. Dagegen ist sonst vom ursprünglichen Zustande der Medianzone nichts erhalten. Auch die Grösse der gesammten Hinterhirnmasse ist eine beträchtliche zu nennen. Wenn wir daher mit *Protopterus* vergleichen, so erscheint bei diesem das Hinterhirn geringer differenzirt. Einmal ist seine Masse wenig voluminös, schiebt sich unter das unpaare Mittelhirn, anstatt es zu beherrschen und in ein paariges zu verwandeln. Dann entfällt die Hauptmasse auf die Lateralzonen, hinter denen die Medianzone zurückbleibt, anstatt sie, wie bei *Ceratodus*, noch beträchtlich zu überflügeln. Die Lateralkerne von *Ceratodus* sind stärker differenzirt als die von *Protopterus*, insofern als sie eine grössere Zahl von Elementen enthalten. Aber auch die sonstigen Hinterhirnelemente von *Ceratodus* überwiegen nur an Zahl und Masse, nicht an Höhe der Differenzirung diejenigen von *Protopterus*. Bei *Protopterus* habe ich seiner Zeit PURKINJE'sche Zellen am Hinterhirn vermisst. Jetzt erst nachträglich erscheint mir plausibel, dass es geschah, weil das von mir zur Herausnahme und Conservirung der Gehirne angegebene Gemisch daran schuld war. Denn auch erneute Durchsicht meiner damals benützten Serien hätte mich die fraglichen Elemente nicht auffinden lassen. Die angegebene Mischung hat die Wirkung, dass die kleinen Ganglienzellen etwas quellen, die grossen aber eher etwas reducirt werden, ausserdem wird die Fähigkeit der verschiedenen Zellarten, durch verschiedene Tinction verschiedene Reaction anzuzeigen, augenscheinlich beeinträchtigt. Die Vorzüge, welche dieser Conservirungsmodus in anderer Hinsicht hat, soll damit nicht bestritten werden; wohl aber sind die Nachtheile nur durch Vergleich mit anders conservirtem Material festzustellen, was ich damals bei der Kostbarkeit des Objects unterlassen habe. Jetzt steht mir neben meinen ursprünglichen eine neue Serie zu Gebote. Das betreffende Hirn war lediglich in Alkohol conservirt, wurde von mir ohne vorangehende Entkalkung des Schädels herausgenommen und auf dem Objectträger mit Hämalaun gefärbt. Hier haben die Elemente ihre wahren Grössenverhältnisse beibehalten, und so sind denn auch Elemente zu constatiren, die als PURKINJE'sche Zellen müssen angesprochen werden. Man erblickt diesen Thatbestand in Textfig. 22.

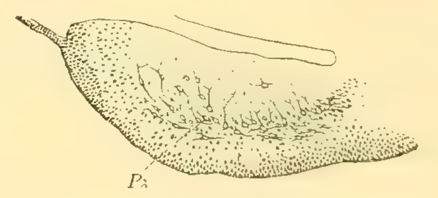


Fig. 23. Cerebellum von *Protopterus annectens*. Lateraler Sagittalschnitt. 50-fach vergr. *Px* PURKINJE-Zellen.

In diesem nicht ganz median verlaufenden Schnitte gewahrt man auf der dem Ventrikel zugekehrten Fläche zuerst eine Schicht von „Ependymzellen"; hinter diesen mehrere Reihen von Kernen, die sich in der vorderen Hälfte des Kleinhirns zu einer mehr geschlossenen Schicht anordnen, während sie in der hinteren sich lockern und über einen breiteren Raum vertheilen. An der Grenze zwischen dieser Schicht und der äussersten, der Molecularschicht, aber auch vielfach in letztere eingestreut, lassen sich die PURKINJE-Zellen unterscheiden durch helleren Kern von doppelter bis dreifacher Grösse der übrigen Kerne und durch die charakteristische Färbung ihres Protoplasmas. Wenn ihnen jedoch nicht die sonst auch bei Fischen viel beobachtete Baumform in so hohem Grade, wie man erwarten würde, eigen ist, so theilen sie diesen Mangel an Differenzirung mit den entsprechenden Elementen bei Selachiern, *Ceratodus* und *Acipenser*.

Für die systematische Beurtheilung des *Ceratodus*-Hinterhirns ist also festzustellen, dass es völlig eigenartig entwickelt ist. Gegenüber demjenigen von *Protopterus* stellt es eine vollkommenere Bildung dar, doch ist dabei zu berücksichtigen, dass der Zustand von *Protopterus* auf Rückbildung beruhen kann, und dass ferner die Vollkommenheit von *Ceratodus* wesentlich in der Massenentfaltung besteht. Wie sich aus den weiteren Ausführungen geben wird, würde sich das Hinterhirn von *Ceratodus* der Form nach am ehesten an das von *Acipenser* anschliessen. Jedenfalls darf der Zustand des Hinterhirns von *Ceratodus* in keiner Hinsicht als primitiv angesprochen werden, und es fragt sich nur noch, womit wir ihn in functionellen Zusammenhang

zu bringen haben, resp. welche Anforderungen der Peripherie diese centrale Accumulation hervorgerufen haben. Es wird sich wohl kaum aus Färbepräparaten der Antheil der motorischen, der sensiblen und der centralen Anforderungen an diese Gegend bestimmen lassen. Allem Anscheine nach waren es sensible Kerne, die den Anstoss zur völligen Auflösung der Medianzone gegeben haben, und so liegt die Vermuthung nahe, dass es die sensorischen Centren, namentlich des Trigeminus, des Facialis und des vorderen Vagusgebietes sind, die bei *Ceratodus* reichlicher entwickelt sein müssen, bei *Protopterus* und *Lepidosiren* aber sich zurückgebildet haben. Aus den Differenzen der Seitenlinie bei den Dipnoern lässt sich kein physiologischer Grund herholen.

d) Nachhirn.

Eine Differenz in der Medulla oblongata bedarf noch der Erwähnung. Ich habe in einer früheren Arbeit (Untersuchung am Hirn und Geruchorgan von *Triton* und *Ichthyophis*, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LII, 1891, p. 395) darauf hingewiesen, dass die relative Grösse der MAUTHNER'schen Faser und ihrer zugehöriger Zelle mit dem Medium, worin die Amphibien leben, in Zusammenhang zu stehen scheine, und zwar so, dass beim Leben im Wasser dieses seltsame Element grösser sei als beim Leben auf dem Lande. *Ceratodus* besitzt nun aber auch eine relativ viel mächtigere MAUTHNER'sche Faser als *Protopterus* und wenn auch die zugehörige Zelle relativ nicht entsprechend viel grösser ist, so ist sie es immerhin (vergl. Textfig. 24). Es würde also auch diese Fall für meine an jener Stelle vertretene Auffassung sprechen und gleichzeitig eine Differenz im Centralnervensystem bei der Dipnoer bedeuten.

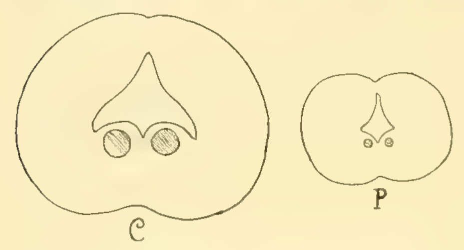


Fig. 24. Querschnitt durch den vorderen Theil des Rückenmarks von *Ceratodus* (*C*) und *Protopterus* (*P*). Die MAUTHNER'schen Fasern sind schraffirt.

C. Schlussfolgerungen für die Beziehungen des Gehirns von Ceratodus zu dem von Protopterus.

Ueberblicken wir das Gemeinsame und die Unterschiede beider Gehirne, so werden wir schwerlich sagen können, innerhalb der Dipnoer stehe das eine niedriger, das andere höher. Beide besitzen eine Summe von gemeinsamen Eigenschaften, die sie jedoch meist auch mit primitiven Zuständen im Gehirn anderer niederer Fische theilen, so dass es unmöglich wäre, diese Eigenschaften als für die Dipnoer charakteristisch in Anspruch zu nehmen. Dahin gehören die relativ stark epitheliale Ausbildung der Medianzonen, die allgemeine Configuration der Medulla oblongata, des Mittelhirns und des Zwischenhirns. In den übrigen Hirnregionen jedoch differiren sie unter sich so beträchtlich, dass Gegensätze bestehen, welche durch keinen Uebergang vermittelt scheinen, die wir aber mehr oder weniger auf Anpassung des Gehirns, und zwar nicht seiner Functionen, sondern seiner functionell secundären Gewebe, der Stützsubstanz und der Epithelien, an die Anforderungen anderer Instanzen, wie Kopfbau, Circulation, zurückführen können.

Erscheint demnach das **Hirn von Ceratodus** als **primitiv** durch die Dünnheit der Vorderhirnwandungen, die Topographie des Vorderhirns, die Structur des Bulbus olfactorius, das Fehlen eigentlicher Plexus hemisphaerium, die Bildung eines starken Velums, die relativ gleichmässige Ausbildung der verschiedenen Hirnabschnitte, die geringe Differenzirung von Zwischenhirn, Mittelhirn, Medulla oblongata, die Geräumigkeit

der Ventrikel, die relativ geringe Differenzirung der Hinterhirnelemente, die grosse Ausdehnung epithelialer Structur des Nervenrohres und die relativ grosse und langgestreckte Rautengrube, so ist für für manchen dieser Charaktere anzunehmen, dass er nicht ursprüngliche, sondern secundär erworbene Einfachheit nicht ausschliesse, so für die Dünnwandigkeit des Vorderhirns, die Grösse von dessen Ventrikeln, die relativ grosse Ausdehnung der epithelialen Abschnitte des Hirnrohres. Diesen Charakteren steht eine Reihe solcher von **höherer Specialisirung** gegenüber: die Streckung der Neuroporusgegend, die Stratification der Vorderhirnzellen, die Streckung der Tractus olfactorii, die Ausbildung und Complication der secretorischen Epithelien, die am Vorderhirn einen auch äusserlich die Hemisphären trennenden Abschnitt bilden, die Lingula interolfactoria, die hohe Differenzirung der Hypophyse und der Plexus des 4. Ventrikels, die einseitige Specialisirung des Hinterhirns unter Verdrängung der Medianzone durch die Wucherungen der Lateralzonen, die daraus resultirende paarige Beschaffenheit des Mittelhirns. Diese Reihe aber verbietet, dem *Ceratodus*-Hirn in seiner Gesammtheit eine primitive Stellung vindiciren zu wollen, auch ohne dass wir jene möglicher Weise als pseudoprimitiv anzusprechenden Charaktere beiziehen.

Fassen wir andererseits das *Protopterus*-Hirn ins Auge, so muss nochmals daran erinnert werden, dass, weil jüngere Exemplare als von *Ceratodus* vorliegen, vor einer Ueberschätzung der massiven Hirntheile in Bezug auf vermeintlich höhere Function in Folge ihrer grösseren Massenentfaltung gewarnt werden muss.

Primitive Merkmale des **Protopterus-Hirns** sind: die sitzenden Bulbi olfactorii, die relativ schwächere Ausbildung der Hirnepithelien, die geringere Differenzirung der Hypophyse und der Decke des 4. Ventrikels, das unpaarige Mittelhirn, das nur als vorderer Rand der Rautengrube ausgebildete paarige Hinterhirn mit schwächerer Medianzone. Ihnen stehen gegenüber als Merkmale **höherer Specialisirung**: die compacte Masse des Vorderhirns, die damit verbundene Bildung zweier Hemisphären, das Wegbleiben einer Lingula, die Ausbildung von Lobus postolfactorius und hippocampi, die Streckung der Fila olfactoria, die Ausbildung von Plexus hemisphaerium, das Zurücktreten des Velums, die stärkere Verdickung des Rautenbodens.

Wenn wir nun die Merkmale des *Protopterus*-Hirns abwägen, so können von den primitiven als pseudoprimitiv betrachtet werden: die sitzenden Bulbi olfactorii, schon weil die Streckung der Fila olfactoria damit verbunden ist, die Beschaffenheit des Hinterhirns, weil sie auf eine Reduction der Seitenliniencentren, die mit der stärkeren Anpassung ans Landleben in Zusammenhang gebracht werden kann, sich zurückführen lässt. Es brauchen nicht Zeichen höherer Specialisirung des Hirns zu sein: die Beschaffenheit des Vorderhirns und die Hemisphärenbildung, da das *Ceratodus*-Vorderhirn möglicher Weise secundär aufgetrieben ist ferner das Fehlen der Lingula, die Anwesenheit des Lobus postolfactorius und des Lobus hippocampi.

Man würde daher wohl am ehesten das Richtige treffen, wenn man unter Berücksichtigung der Grössenunterschiede und ihres Einflusses auf die Gestalt des Gehirns den beiden Gehirnen von *Ceratodus* und von *Protopterus* eine nicht allzu grosse Entfernung von einer gemeinsamen Grundform zuschreiben, die Unterschiede aber weit eher auf secundäre, das Hirn beeinflussende Factoren zurückführen würde, als auf eine grosse, der Genesis des Hirns und seiner Functionen beizumessende Differenz. Ein **Urtheil**, wie es die Autoren bisher gefällt haben, **über höhere oder tiefere Stellung** des einen oder des anderen Gehirns aber erscheint uns **überhaupt unstatthaft** und deswegen auch die Mei-

nungen der Autoren indiscutabel, weil sie eben auf den Einfluss der äusseren Factoren, die den Bau des Hirns in auffälliger Weise beeinflussen, überhaupt bisher nicht geachtet haben.

Nach unserer Auffassung würde die Lebensweise von *Ceratodus* in verschiedener Hinsicht auf das Hirn zurückwirken. Dadurch, dass *Ceratodus* ausschliesslich im Wasser lebt, erreichen seine Exemplare durchschnittlich eine bedeutendere Körpergrösse, dadurch erfährt das Hirn eine bedeutendere Streckung und erscheint folglich kleiner und primitiver. Die Ausdehnung und Specialisirung der Hirnplexus konnte bei einer seit ganzen Perioden relativ beständigen Form durchgeführt werden, wie nicht bei erdgeschichtlich flüchtigeren Erscheinungen, war aber eben an solche Beständigkeit gebunden und konnte folglich auch zu einer secundären Hydrocephalie des Vorderhirns führen, wie man sie aus demselben Grunde bei flüchtiger auftretenden Wirbelthieren schon a priori vergeblich suchen würde. *Ceratodus* hat seit der Trias seine Kauplatten mit geringen Veränderungen beibehalten, eine Rückwirkung mechanischer Art seitens des Gebisses auf das Gehirn ist also bei ihm nicht denkbar. Das Leben im Wasser hat die MAUTHNER'schen Fasern und Zellen nicht verkümmern lassen, hat aber die Bedingung gebildet für die Entfaltung gerade einer solchen Form des Hinterhirns, wie wir sie am ähnlichsten ebenfalls bei einem, wenn auch jüngeren Bewohner des süssen Wassers, dem Stör, antreffen. Der Rückwirkung des Hinterhirns auf das Mittelhirn stellten die Anforderungen der Augen an ihre centralen Stationen sicher keine Schwierigkeiten entgegen.

Aber auch für *Protopterus* ist die Möglichkeit des Einflusses seiner Lebensweise auf das Hirn nicht ganz abzulehnen. Wie wir uns die Rückwirkung der Verlegung des Gebisses an die Schnauze und der daraus resultirenden Folgen für die Architectur des Schädels auf die Bulbi olfactorii vorstellen, ist p. 48 dargelegt worden. Für die compacte Beschaffenheit des Vorderhirns mag, auch wenn seine Gesammtmasse sich nur relativ wenig über die des *Ceratodus*-Vorderhirns zu erheben scheint, vielleicht noch in Betracht kommen, dass die temporäre Lungenathmung höhere Anforderungen an die Vermittlung olfactorischer und spinaler Bahnen stellt und dass daher vielleicht die grössere Quantität des Vorderhirns von *Protopterus* darauf zurückgeht. Es würde dann auch in Folge der Compactheit des Vorderhirns die Ausbildung von Plexus hemisphaerium sich als zweckmässig erwiesen haben. Dagegen verbot die relative Neuheit der amphibischen Lebensweise die Ausbildung eines ähnlichen secretorischen Apparates des Hirns, resp. er wurde zurückgebildet. Denn dass die amphibische Lebensweise an sich dies nicht zu verbieten braucht, beweist die Ausbildung der Plexus chorioidei bei *Ichthyophis* und den Gymnophionen überhaupt, die insofern zu *Ceratodus* eine bedeutungsvolle Parallele liefern, als auch sie zur Ausbildung dieses Zustandes der Plexus seit ihrem Ursprung aus den Stegocephalen genügend und ungefähr ebenso lange wie *Ceratodus* Zeit hatten. Ob an der geringen Ausbildung des Kleinhirns von *Protopterus* die Rückbildung der Seitenlinie und ihrer Organe Schuld sei, bleibt zu entscheiden. Jedenfalls ist von vornherein am ehesten anzunehmen, dass die Ausbildung des Hinterhirns, das ja bei Fischen so ungeheuer variirt, wie später nicht einmal mehr innerhalb der Säugethiere, wenn nicht ausschliesslich, so doch zum grossen Theil von der Lebensweise mitbedingt wird. Auch die stärkere Ausbildung des Rautenbodens mag mit den vermehrten Anforderungen an Verknüpfung zwischen den respiratorischen und den Sinnes- und Bewegungscentren in Verbindung gebracht werden. Endlich die Reduction der MAUTHNER-schen Faser, wie oben erwähnt, analog ihrem Verhalten bei den Amphibien. Wenn wir uns ein Bild vom Gehirn eines voll ausgebildeten *Protopterus* machen wollen, so wird das Cavum cranii grösser sein, das gesammte Hirn seiner Masse nach jedoch nur wenig grösser, besonders aber stärker gestreckt als in dem von uns untersuchten Fall. Dadurch würde dann das Vorderhirn etwas kleiner erscheinen im Vergleich

zu den übrigen Hirnregionen, die Rundungen etwas abgeflacht; vielleicht auch die Furche zwischen dem Bulbus olfactorius und dem Vorderhirn dorsal stärker abgesetzt, ja ich halte es nicht für unmöglich, dass eine Art von Tractus olfactorius auftreten würde. Dies alles bleibt an Hand ausgewachsener Exemplare zu bestätigen oder zu widerlegen.

IV. Ceratodus und die übrigen Fische.

A. Allgemeines zur Methodik der Vergleichung des Hirns innerhalb der Fische.

Man findet vielleicht, das Resultat unserer Vergleichung entspreche weder der Mühe einer so eingehenden Untersuchung, noch den auf die Bearbeitung des Materials gesetzten Erwartungen; man hätte gerne ein sicheres Urtheil gehört: „Das Hirn von *Ceratodus* ist primitiver, das von *Protopterus* im Vergleich dazu hoch specialisirt. Das von *Ceratodus* schliesst direct an das der Plagiostomen an und enthält alle Uebergänge nach dem der Dipneumonen etc." So etwa, weil es die Art ist, wie bisher die Resultate in eine möglichst feine Spitze ausgezogen wurden. Vielleicht mögen sich aber manche unserer Leser durch Schlussfolgerungen entschädigt finden, die wir aus diesem Falle ziehen und die uns mehr den Beziehungen zu entsprechen scheinen, die zwischen unserem Forschen und gerade dem Bau des nervösen Centralorgans möglich sind.

Der Wunsch, die existirende Lebewelt in fortlaufende Entwickelungsreihen zu bringen, hat kaum in einer anderen Wirbelthierklasse ein so heterogenes Object angetroffen, wie innerhalb der Fische. Die Eigenart dieser Klasse besteht darin, dass bei einer grossen Zahl von Vertretern, diese sehr verschiedene Qualification für genetische Schlussfolgerungen an den Tag legen. Für Amphioxus und die Cyclostomen ist wenigstens zuzugeben, dass sie neben Anpassungscharakteren doch eine grosse Zahl von ursprünglichen Merkmalen bewahrt haben, aber sowohl zwischen ihnen unter sich, als auch nach den übrigen Fischen hin gähnt eine tiefe Kluft. Die Streitfrage, ob die Ganoiden oder die Selachier primitiver seien, ist dem Bedürfniss nach der Stufenleiter der Lebewesen entsprungen und daher falsch gestellt; sie wird also auch nie eine Lösung finden. Dass die Dipnoer durch die Urkunden der Paläontologie als auch der Ontogenie in ihren Beziehungen zu den Crossopterygiern gefestigt worden sind, wird kaum bestreitbar sein. Ebensowenig, dass die künstliche Trennung zwischen Ganoiden und Teleostiern fallen muss. Aber auch wenn wir so allmählich einen Stammbaum der hauptsächlichsten Fischtypen gewinnen würden, so bleibt doch eines bestehen. Nur innerhalb der Selachier besitzen wir noch hinreichend lebende Vertreter, um einen Stammbaum auf Paläontologie, vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte zu begründen, der von primitiven Formen zu den verschiedensten aberranten Endgliedern hinüberleitet. Mit dieser Vollständigkeit ist keine andere der Unterklassen auf uns gekommen. Ihnen gegenüber stellen die einzelnen Ganoiden unvermittelte Ueberbleibsel dar, die bei excessiver Specialisirung hervorragender Körperregionen oder Organsysteme ziemlich abrupt neben einander stehen, getrennt durch gewaltige Lücken der vergleichend-anatomischen und paläontologischen Documente. Dasselbe gilt für die Dipnoer mit Ausnahme ihrer Hartgebilde, die eine schmale Brücke zwischen ihnen unter sich und nach den Crossopterygiern hin bilden, von den abgerissenen und isolirten Spitzen des Teleostierstammes ganz zu schweigen. Aus dieser Beschaffenheit unserer Urkunden zur Fischphylogenie ergiebt sich für uns nicht die Frage: „Wie lassen sich die Gehirne der verschiedenen gänzlich isolirten Vertreter der heutigen Fischwelt möglichst bequem an einander reihen?" sondern: „Entspricht der Bau und die Verwandtschaft des Gehirns von *Ceratodus* und *Protopterus* dem, was wir sonst über die stammesgeschichtliche Verwandtschaft beider Formen im Allgemeinen wissen?"

Darauf scheint uns allerdings unser Resultat der Vergleichung eine richtigere Antwort zu geben, als sie aus den Vorarbeiten zu entnehmen ist, eben weil sie der Unvollkommenheit unserer Urkunden in möglichst vollkommener Weise Rechnung trägt. Bei jenen Versuchen aber ist stets die Rücksicht hierauf aus dem Spiel geblieben, und nicht nur diese Rücksicht. Ein jedes Gehirn muss einen Theil der allgemeinen Functionen des Organismus widerspiegeln. Dies zugegeben, denken wir allerdings in erster Linie daran, dass dieses Spiegelbild aus der Beschaffenheit der nervösen Centren zu entnehmen sein müsse, der Zellhaufen und der Faserbahnen. Eine sorgfältige Analyse des vorliegenden Falles aber, unter Zuziehung der Erfahrungen an geeigneterem Material, hat uns zu der Auffassung geführt, dass die Modificationen, welche Gehirne sonst relativ nahe verwandter Formen trennen, in erster Linie auf allgemeine Wachsthumsverhältnisse des Kopfes zurückzuführen sind, die gar nicht in functionellem Zusammenhang mit den Centren des Gehirns zu stehen brauchen; in zweiter Linie auf Anforderungen des Circulationssystems an dem ihn dienenden Theil des Nervenrohres; anderer bei anderen Gehirnformen mitspielender Factoren hier noch gar nicht zu gedenken. Es sind Zug, Druck, Massenwirkung und Dickenwachsthum, die hier das noch wenig modificirte Epithel des Hirnrohres umbilden, daher auch innerhalb sonst nahe verwandter Formen unerwartete Differenzen hervorrufen. Da Abstractionen aus der Anatomie des Menschenhirns hinabtragen zu wollen, ist lediglich falsche Generalisation.

Wenn sich also die Gehirne von *Ceratodus* und *Protopterus* so verhalten, so wird man zu zweierlei Fragen gedrängt: erstens, ob denn dem Gehirn kein diagnostischer Werth für die Taxonomie zukomme, und zweitens, wie sich denn die Dipnoergehirne zu denen der übrigen Fische verhalten.

Auf die erste dieser Fragen kann ich hier nicht eintreten, das würde der Rahmen der vorliegenden Arbeit verbieten. Es sei hier nur daran erinnert, dass auch andere Organsysteme nicht eine einfach genetische Reihenfolge aufstellen lassen, dass daher das Hirn für die Phylogenie nur im Allgemeinen zum Ausdruck bringt, was sich (mit Ausnahme einiger, aber allerdings für die Phylogenie entscheidender Merkmale der Hartgebilde) auch in den übrigen Organsystemen ausspricht. Wenn die Gehirne der Dipnoer und anderer Formen sich nicht in Reihen bringen lassen, so beweist das also höchstens die Mangelhaftigkeit und Zufälligkeit der Ueberbleibsel dieses Zweiges am Fischstamme und schliesst die Erwartung, der übrigens innerhalb der Selachier die Thatsachen vollkommen entsprechen, nicht aus, dass in besser zusammenhängenden phylogenetischen Reihen Hirnbau und Stammesverwandtschaft Hand in Hand gehen. Es beweist aber auch, dass es ein höchst unvollkommenes Verfahren gewesen ist, wenn man, wie bisher, die Gehirne möglichst rasch aus ihrer Umgebung entnahm, dabei alle mechanischen Beziehungen zwischen Hirn- und Kopfbildung übersehend, ohne Rücksicht auf die Circulation sie alsdann in Schnittserien zerlegte und beschrieb und endlich das ganze Gehirn, ohne seine Einzelbildungen im Zusammenhang mit den analogen Bildungen bei den nächst verwandten Formen zu erfassen, mit einem scheinbar verwandten Gehirn verglich, als ob man Käfer vor sich hätte, und schliesslich die Gehirne in eine Reihe brachte, die sich mit der Schulsystematik decken sollte. Dieses Verfahren muss aufgegeben werden. Das Hirn ist als Theil der Gesammterscheinung zu studiren; erst wenn die an ihm nachweisbaren Anpassungserscheinungen an die Physiologie des Wachsthums überhaupt analysirt sind, kann sein relativer Werth für die Taxonomie in Erwägung gezogen werden.

Wie sich das Dipnoergehirn zu dem der übrigen Fische verhält, soll aus den nachfolgenden Ausführungen hervorgehen.

B. Specielle Vergleichung.

a) Hirn von *Polypterus.*

In der vorliegenden Literatur über das Gehirn von *Polypterus*, nämlich in den Arbeiten von Joh. Müller, Wiedersheim, Waldschmidt, Goronowitsch, konnte ich gerade über die für unsere Zwecke bedeutungsvollen Hirntheile wenig Aufklärung finden, da daselbst die Epithelien des Gehirns so gut wie nicht berücksichtigt sind. Nur Waldschmidt hat die Epithelien des Vorderhirns abgebildet und missdeutet, sowie die ihnen auf liegenden sonderbaren Lymphkörper geschildert. Eine ausführliche Beschreibung des *Polypterus*-Hirns zu geben, ist gegenwärtig nicht meine Absicht; dagegen möchte ich einige anatomische Thatsachen hervorheben, die für die Werthung dieses Hirns und für die Beurtheilung seiner Beziehungen zum Dipnoerhirn mir von Bedeutung erscheinen.



Fig. 25. Rautendecke von *Polypterus bichir,* 62 cm. Von unten. 4-fach vergr.

Die Rautendecke besteht, wie Textfig. 25 zeigt, aus einem Epithel, dessen Länge die Breite um mehr als das Doppelte übertrifft, also relativ lang ist. An ihr lassen sich ein Hauptabschnitt und die charakteristische dünnwandigere Endblase unterscheiden. Ihre dem Ventrikel zugekehrte Unterseite zeigt bogenartig verlaufende, lateral concave Furchen und Wälle, bei denen von Regelmässigkeit kaum die Rede sein kann. Immerhin lässt sich constatiren, dass diese Falten alle um den Austritt der Venae cerebri posteriores concentrisch verlaufen. Nach dem Rande der Rautendecke hin gehen sie nicht in scharfe Falten aus, sondern rufen an ihm höchstens schwache Einkerbungen hervor. Dieses ganze Bild der Rautendecke steht innerhalb der Fische einzig da. Wo immer wir sonst auch eine gestreckte Rautendecke antreffen, stets entsendet sie um eine Medianfurche, die unzertheilt bleibt, zahlreiche vascularisirte transversal verlaufende Lamellen gegen den Ventrikel; dies ebensowohl bei *Petromyzon* als bei primitiven Selachiern, beim Stör und bei *Ceratodus*, kurz bei allen Formen, bei denen man sonst primitive Zustände anzutreffen geneigt wäre. Ich stehe demnach nicht an, anzunehmen, dass hier bei *Polypterus* die Rautendecke den primitivsten Zustand beibehalten hat, der uns überhaupt innerhalb der Fische erhalten ist und der allein die Beschaffenheit desselben Gebildes bei anderen Fischen als eine bereits relativ weitgehende Anpassung an die circulatorischen Functionen erscheinen lässt.

Die Medulla oblongata besitzt relativ dünne Wände, weite Ventrikel, keine Grenzen weder nach vorn noch nach hinten. Auch ihr Charakter ist im Allgemeinen ein höchst primitiver, doch unterscheidet sie sich nicht wesentlich von dem entsprechenden Gebilde anderer niederer Fische.

Besonders eigenartig ist das Hinterhirn. Es weicht von demjenigen jeder anderen Fischgattung ganz erheblich ab und erfordert daher auch eine besondere Beschreibung. Zunächst muss betont werden, dass es bei unseren Exemplaren verschieden ausgebildet war. Es ist daher darauf zu schliessen, dass es noch während des späteren Lebens Entwickelungsprocesse durchmache, namentlich aber an Masse zunehme. Denn die Schnitte durch das Cerebellum meines grösseren Exemplares ergaben kein anderes mikroskopisches Bild als die jüngerer Exemplare.

Wenn wir es auf jungen Exemplaren (11 cm und 29 cm) prüfen, so gestaltet es sich folgendermaassen (Textfig. 26, 29 u. 30). Am Vorderrand der Rautenlippe findet eine paarige wulstartige Verdickung statt. Diese Wülste nähern sich gegenseitig, ohne in der Medianlinie zu confluiren, so dass sie hier durch

eine mediane Furche getrennt bleiben, die an einer schmalen, den eigentlichen Rand der Rautenlippe bildenden Brücke endigt. Dann wenden sich beide Wülste ventral- und caudalwärts und erscheinen so in der Rautengrube, ebenfalls median deutlich getrennt. Hier biegen sie dann wiederum ventral oralwärts um und verlaufen bis unter den caudalen Abschnitt des Mittelhirns, stets ohne zu verschmelzen. Dorsal und wiederum caudal umbiegend, gehen sie alsdann in die Lobi optici über. Histologisch differenzirt sich das Hinterhirn folgendermaassen: Die Medianzone erhebt sich nur wenig über die Stufe eines Epithels, mehr in dem älteren als in dem jüngeren Exemplar. Die Lateralzonen werden von den typischen Zellschichten gebildet, und zwar von einer oberflächlichen, sehr reinlich gesonderten Molecularschicht, einer Körnerschicht und einer zwischen beiden liegenden Schicht von Purkinje-Zellen. Ventro-lateral geht das ganze Gebilde in den in üblicher Weise ausgebildeten Rautenboden über. Auf dem Medianschnitt erscheint das Hinterhirn als eine elliptische, ventral gerichtete, dorsal offene Falte von einfach epithelialer Beschaffenheit, eine geringfügige Substanzverdickung bildet dorsal-caudal nur jene schmale Brücke, unter der der caudale Theil des Hinterhirns vorquillt (Textfig. 25). Das Cerebellum von *Polypterus* ist nicht das primitivste, das wir überhaupt kennen. Ob primitiv oder pseudoprimitiv, dasjenige von *Petromyzon*, *Protopterus*, *Lepidosiren* und den Amphibienist jedenfalls einfacher. Aber das Cerebellum von *Polypterus* verräth einen Zustand, auf den sich sowohl die höheren Complicationen des Teleostomengehirns als auch die des Selachierhirns zurückführen lassen. Man lasse nur die caudalen Partien dieses Hinterhirns zuerst anschwellen, so entsteht das Cerebellum der Teleostier, die oralen werden alsdann zur Valvula cerebelli; oder man lasse die oralen Partien zuerst anschwellen, so erhält man das hammerförmige Hinterhirn der Selachier, das denn auch innerhalb dieser Unterklasse seine Complication durch Neubildung am Vorderende erfährt, aber mit *Polypterus* die epitheliale Dorsomedianzone zeitlebens bewahrt.



Fig. 26. Gehirn von der linken Seite ohne Plexus von *Polypterus bichir*, 28 cm. 4-fach vergr.

Das Mittelhirn von *Polypterus* ist paarig. Diese Beschaffenheit führen wir wohl in Zusammenhang mit den an *Ceratodus* gemachten Erfahrungen auf das Eindringen des oralen Wulstes des Hinterhirns zurück. Die Dorsomedianzone des Mittelhirns erscheint nicht mehr rein epithelial, sondern ihre Stützzellen sind etwas gestreckt; von einem Dachkern war nichts zu bemerken. Dagegen sind die Lobi optici bereits relativ hoch differenzirt, indem ihre Elemente in 3—4 Schichten angeordnet sind. Schliesst sich somit dieses Mittelhirn den niedersten Zuständen durch das Verhalten seiner Medianzone an, die wie bei *Acipenser* und *Petromyzon* ausgebildet ist, so erhebt es sich durch seine Lateralzonen an die Grenzen dessen, was auch *Acipenser* zukommt und bereits als charakteristisch für die Teleostier zu gelten hat und was die Selachier und Dipnoer weit hinter sich lässt.

Die Umgebung des Zirbelursprunges giebt zu keinen besonderen Erörterungen Anlass, nur zu der Bemerkung, dass die Epiphyse hier sowohl wie bei *Ceratodus* oder Selachiern, ausgebildet ist, und keineswegs in der von Waldschmidt angegebenen Weise. Auf die Complication der Trichtergegend im Dienste der Circulation hat bereits Waldschmidt ausführlich hingewiesen. Dagegen erfordert die Decke des 3. Ventrikels nunmehr eine gesonderte Betrachtung, da sie bisher gar nicht in ihren Einzelheiten gedeutet worden ist (Textfig. 27). Die gewaltige Ausdehnung der Decke des 3. Ventrikels ist, seitdem Rabl-Rückhard auf die Epithelien achten lehrte, den Bearbeitern des *Polypterus*-Hirns aufgefallen. Waldschmidt hat versucht, verschiedene ihrer Theile zu deuten. Goronowitsch hat sie ebenfalls auf Schnitten wiederholt verfolgt. Am einfachsten ist die Orientirung über dieses Gebilde am Medianschnitt, wo es gar nicht com

plicirt und in einer die Homologisirung der einzelnen Abschnitte leicht zulassenden Weise zu Tage tritt (Textfig. 27). Der postvelare Abschnitt, von WALDSCHMIDT irrthümlich als Zirbel gedeutet, erscheint als ein ungewundenes Epithel, das von der Commissura superior dorsal-caudal emporsteigt, dann parallel dem Schädeldach oralwärts verläuft, um dann ins hintere Blatt des Velums abzusteigen. Das Velum selbst ragt tief in den 3. Ventrikel hinab, sein vorderes Blatt aber steigt im Bogen dorsalwärts und biegt alsbald in orale Richtung um, lange bevor die Höhe des postvelaren Abschnittes erreicht wäre. An ihrem vorderen



Fig. 27. Medianschnitt des Gehirns in situ von *Polypterus palmas*, 18 cm. 10-fach vergr.

Ende zeigt die Lamina supraneuroporica einige Fältelungen, die von der Complicirtheit der lateralen Nachbarschaft herrühren und am Recessus neuroporicus aufhören. Die jetzt einsetzende Lamina infraneuroporica erhebt sich um Geringes über die Stufe eines einfachen Epithels und schwillt erst zu ganz beträchtlicher, innerhalb des gesammten *Polypterus*-Hirns stärkster Verdickung an. Sie beherbergt die mächtige Commissura anterior, sinkt sofort hinter ihr auf das Niveau eines Epithels hinab, ehe sie sich zum zweiten Male zu der weniger hohen Vorwölbung der Opticuskreuzung erhebt. Schliesslich setzt sich die Medianzone caudalwärts in üblicher, nur durch die excessive Ausbildung der Hypophyse modificirter Form fort. Aber der Medianschnitt, so sehr er geeignet ist, sowohl den ganzen Charakter dieses Hirns zu lebhaftestem Ausdruck zu bringen, wäre nicht im Stande, uns ein Bild von der Decke des 3. Ventrikels zu geben, deren Complicationen eben vorzugsweise lateral auftreten. Ich beschreibe daher auch dieses Gebilde nach dem Modell, wie ich es nach dem Präparat des 62 cm langen Exemplares hergestellt habe. Von der Dorsalfläche betrachtet, überdeckt die Epithelkappe die gesammten, mächtig entwickelten Vorderhirnmassen so, dass von ihnen nichts zu sehen bleibt. Die kleinen der Decke aufliegenden unregelmässigen Lymphknötchen geben ihr ein rauhes Aussehen und lassen die darunterliegenden Faltensysteme nicht durchschimmern. Dennoch gewahrt man eine sich auf die vordersten zwei Drittel erstreckende schmale Medianfurche und an ihrem Ende einen caudal im Bogen verlaufenden Wall, der in die beiden caudalen Ecken der ganzen Decke ausläuft. An diesen Ecken sammeln sich Venen zu den Venae cerebri anteriores; für die Erklärung der einzelnen Abschnitte werden wir auch von diesen Ecken auszugehen haben. Mehr Einzelheiten enthüllt uns diese ganze Epithelfläche, wenn wir sie sorgfältig abheben und von der ventralen Seite betrachten. Dann zerfällt sie in ein System von drei durch die dorsal sichtbaren Hauptlinien gegebenen Gruben: eine mediane

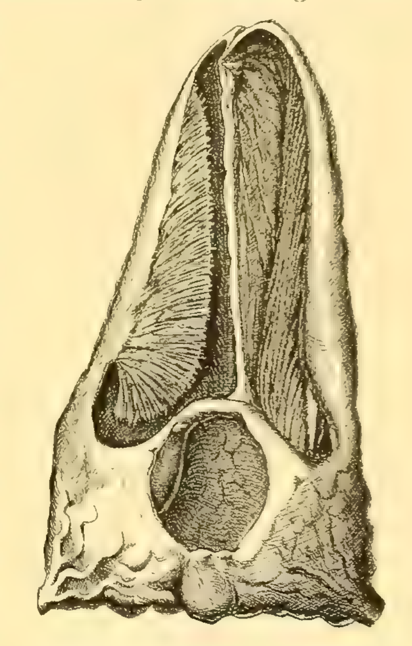


Fig. 28. Decke des 3. Ventrikels von *Polypterus bichir*, 62 cm. Von schräg rechts unten, so dass nur der rechte Plexus hemisphaerium sichtbar wird.

caudale, zwei orale laterale. Die caudale mediane Grube wird begrenzt von dem caudal-ventralwärts umgebogenen Epithelrand, welcher auf die Ränder des Thalamus opticus anschliesst, lateral und oral aber von dem hinteren Blatte des im Bogen verlaufenden Velum, das lateralwärts nach den oben genannten Ecken ausgeht. Die oralen lateralen Gruben werden median begrenzt durch jene dorsal tief einschneidende Furche, deren Boden die Lamina supraneuroporica bildet und deren Seitenwandungen, in schräg oralwärts

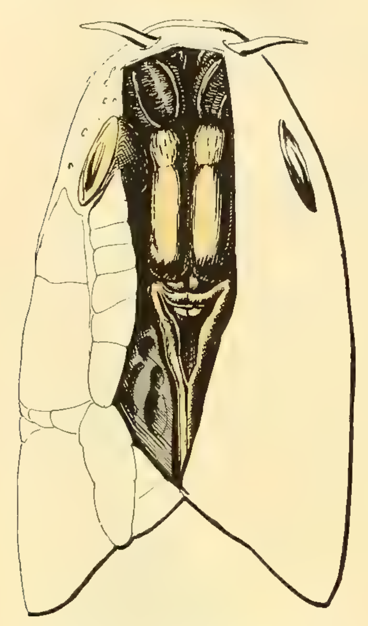


Fig. 29. Horizontalsitus des Gehirns von *Polypterus palmas*, 16,5 cm. 3-fach vergr.



Fig. 30. Horizontalsitus des Gehirns von *Polypterus bichir*, 62 cm. 2-fach vergr.



Fig. 31. Gehirn von *Polypterus bichir*, 62 cm. Von links. 2-fach vergr.

verlaufende Faltungen gelegt, auf unserem Medianschnitt zum Ausdruck gekommen sind. Caudal werden diese Gruben begrenzt durch das vordere Blatt des Velums. Lateral aber durch eigenthümliche Bildungen, die einer näheren Schilderung bedürfen. Die Decke des 3. Ventrikels greift nämlich zu beiden Seiten über den ungefalzten Rand der Basalganglien herein und erzeugt längs der ganzen durch jenem Umschlagsrand der Basalganglien entlang laufenden Rinne ein halskrausenartig gefälteltes, in feine Spitzen auslaufendes, oralwärts allmählich abnehmendes Doppelblatt mit reicher Vascularisation, die Plexus hemisphaerium. Der Abschluss der beiden Gruben am oralen Ende findet dadurch statt, dass die Seitenwände der Medianfurche sowohl, als der laterale und orale Rand der Decke sich gegenseitig nähern und rasch in die Substanz der Basalganglien übergehen.

Die Decke des 3. Ventrikels von *Polypterus* ist also der von den Autoren für die Basalganglien hervorgehobenen Eigenart angepasst. Sie besagt uns aber weit mehr als das, nämlich einmal, dass bei noch so sehr verschiedener Ausbildung dieses Gebildes, seine Theile stets homologisirbar bleiben, ferner dass *Polypterus* eine ganz eigenartige Specialisirung dieser Gegend erfahren hat, die theils nur aus Anforderungen der Circulation, theils aus solchen der Zugwirkungen der Hirnmassen, endlich aus dem zähen Beharren dieser Gegend auf dem einmal gegebenen Bauplan, wie er im Medianschnitt zur Geltung kommt, zu erklären sind. Denn bei aller Eigenart der lateralen Entfaltung dieser Hirnregion ist, wie oben gezeigt, der Medianschnitt von typischer Constanz geblieben. Das einzig Wesentliche, was ihn von dem ursprünglichen Plan entfernt, ist die grosse Ausdehnung der gesammten Region überhaupt und der niedrige Verlauf der Lamina supraneuroporica.

Endlich ist es noch die Regio olfactoria von *Polypterus*, die für die Beurtheilung des *Ceratodus*-Gehirns in Betracht kommt. Unsere Textfigur 29 giebt nach einem nicht eben wohlerhaltenen Exemplar die Topographie des Hirns von *Polypterus palmas*, 16,5 cm, wieder. Daneben vergleiche man Textfig. 30 und 31 von dem 62 cm langen *P. bichir.* Sofort springen zwei grosse Unterschiede in die Augen. Der eine besteht darin, dass das junge Hirn wegen seiner relativ stärkeren Entfaltung der verdickten Hirnwandungen, die in der Entwickelung vorauseilen, anscheinend höher ausgebildet scheint als das definitive Gehirn; wir haben hierauf schon p. 565 hingewiesen. Noch schlagender zeigt sich dies, wenn wir Textfig. 30 mit Fig. 26 vergleichen. Der andere auffallende Unterschied zwischen den Gehirnen der jungen und der alten Exemplare besteht in der Thatsache, dass im vorgerückteren Lebensalter der olfactorische Hirnabschnitt noch eine erhebliche Metamorphose erfährt, und zwar so, dass die ursprünglich am Vorderhirn sitzenden Bulbi olfactorii von diesem abrücken und sich durch einen wenig tiefgehenden Hals ohne Zerdehnung der Zwischenstücke zu einem förmlichen Tractus olfactorius absetzen, dass aber anderseits der Contact zwischen den Bulbi und der Riechschleimhaut gelockert wird und, indem beide Theile weit auseinanderrücken, zwischen ihnen Fila olfactoria ausgebildet werden. Ja, dieser Process scheint sich sogar sehr spät zu vollziehen; denn das Gehirn, das Textfig. 26 wiedergiebt, hat im Vergleich zu dem des 16,5 cm langen Exemplares bei fast doppelter Grösse noch keine wesentlichen Fortschritte in der Ausbildung der Bulbi olfactorii gemacht.

b) *Ceratodus* und *Polypterus*.

Stellen wir nun all diese Beobachtungen in den Dienst der Beurtheilung des Gehirns von *Ceratodus*. Man wird im Allgemeinen die Aehnlichkeit des Gehirns von *Ceratodus* und desjenigen von *Polypterus* nicht eine sehr weitgehende finden. Punkte der Uebereinstimmung sind: 1) relativ geringe Verdickung der Hirnwand im Allgemeinen; 2) entsprechende Geräumigkeit der Ventrikel; 3) relativ grosse Ausdehnung

der Plexus in Anpassung an besondere circulatorische Functionen, insbesondere der Trichtergegend und der Decke des 3. Ventrikels; 4) relativ ausgedehnte Vorderhirnmassen; 5) paariges Mittelhirn; 6) Ausbildungsgrad der Zirbel. Keine einzige dieser Eigenschaften deutet eine specielle Verwandtschaft zwischen beiden Gehirnen an. 1, 2 und 6 sind allgemein niederen Fischen zukommende Eigenschaften; 3 scheint bei beiden Formen lediglich durch Convergenzanalogie zu Stande gekommen zu sein. Man wird nicht die ihrer Form nach schon auf andere Function deutenden Faltungen der Plexus von *Ceratodus* mit den durch Lymphknötchen und allerlei absonderliche Einrichtungen des Venensystems von *Polypterus* gekennzeichneten für verwandt halten wollen. Wohl aber liegen zwischen beiden Gehirnen physiologische Parallelfälle vor, und auch für *Polypterus* möchte ich, dem hohen Alter der Crossopterygier zu Folge, annehmen, dass diese Einbeziehung des Circulationssystems in die Entwickelung des Nervenrohres ein, erdgeschichtlich gemessen, lang andauernder Process gewesen sei und nur möglich auf Grund grosser Constanz der sonstigen Lebensweise seines Trägers. 4, die ausgedehnten Vorderhirnmassen würden geeignet sein, unsere oben p. 566 ausgesprochene Vermuthung über den Zusammenhang der Ausbildung von respiratorischen Centren und deren Verknüpfung mit olfactorischen zu erhärten, da doch *Polypterus* bereits eine wohlausgebildete Lunge besitzt. 5, das paarige Mittelhirn wäre auf Einwirkung des Kleinhirns auch bei *Polypterus* zurückzuführen, doch würde hier die Einwirkung von der inneren Seite her stattgefunden haben, somit ebenfalls eine physiologische Parallele zu *Ceratodus* vorliegen.

Weiterhin erhebt sich die Frage: Enthält das Gehirn von *Polypterus* primitivere Zustände als das von *Ceratodus* und lassen sich die des letzteren aus denen des ersteren ableiten? Primitiv sind an *Polypterus* im Vergleich zu *Ceratodus* die ungefaltete Decke des 4. Ventrikels, das median unverdickte Hinterhirn, das schwach verdickte Mittelhirn, das ungefaltete Zirbelpolster, die relativ geringere Ausbildung der Basalganglien, das Fehlen einer geschichteten Vorderhirnrinde, eines Dachkerns im Mittelhirn, die schwache Entwickelung der Vorderhornzellen des verlängerten Markes. Man braucht nur die beiden Medianschnitte zu vergleichen, so wird man zu der Ansicht kommen, dass die Dorsomedianentfaltung des *Polypterus*-Gehirns, da sie sich überhaupt nur an den Comm. posterior und superior über das Niveau eines einfachen Epithels erhebt, die primitivste ist, die wir überhaupt unter lebenden Fischen kennen, dass sie sich somit auch zu derjenigen von *Ceratodus* im Ganzen ursprünglich verhält. Aber auch in Bezug auf die den Lateralzonen zu entnehmenden Merkmale, mit Ausnahme derjenigen des Vorderhirns, ist das *Polypterus*-Gehirn entschieden einfacher gebaut und da kein Grund vorliegt, pseudoprimitive Zustände anzunehmen, lässt eine Vergleichung das *Ceratodus*-Gehirn als einen specialisirten Fall des ersteren verstehen. Andererseits würde man als specielle Merkmale von *Polypterus* zu betrachten haben: 1) die Schichtung des Mittelhirns; 2) die laterale Entfaltung der Decke des 3. Ventrikels; 3) die specielle Configuration der Hypophyse; 4) die des Vorderhirns; 5) die Grösse der Commissura anterior. *Polypterus* hat relativ grössere Augen als die Dipnoer. In der Einfachheit der Mittelhirnstructur der letzteren könnte man also direct einen Rückbildungszustand erblicken. 2 und 4 stehen unter sich in directem mechanischen Zusammenhang und sind ausschliesslich dem *Polypterus*-Hirn zukommende Eigenthümlichkeiten, doch wird 2 durch die Eigenthümlichkeiten bei *Ceratodus* in derselben Region aufgewogen. In Bezug auf das Verhalten des Bulbus olfactorius aber nähert sich *Polypterus* mehr *Protopterus* als *Ceratodus*, wie denn auch in der Beschaffenheit des Hinterhirns. *Polypterus* hat also mit seiner Regio olfactoria eine Bahn bereits beschritten, die *Ceratodus* noch nicht betreten hat, und *Ceratodus* hat mit dem Verhalten seiner Regio olfactoria vor *Polypterus* etwas an Primitivität voraus. *Polypterus* enthält in seinem Gehirn somit primitive Zustände, die die Grundlage für die Entwickelung des Dipnoergehirns können gebildet haben, daneben aber Eigenthüm-

lichkeiten, die auf eine ganz selbständige Entwickelungsrichtung deuten, und endlich solche, worin *Polypterus* sich eher *Protopterus* als *Ceratodus* nähert. *Polypterus* liefert uns aber ausserdem Material zu Schlussfolgerungen, die wir bereits bei der Discussion des Gehirns der Dipnoer verwendet haben. Einmal beweist die Nebeneinanderstellung der *Polypterus*-Gehirne verschiedenen Alters den allgemeinen Satz, dass Gehirne junger Exemplare von Fischen wegen des Voraneilens der nervösen Centren in der Entwickelung dazu verführen, sie als höher entwickelt zu beurtheilen als das Gehirn voll ausgewachsener Thiere derselben oder verwandter Arten. Zweitens, dass im vorgerückteren Alter der Fische noch erhebliche Veränderungen der olfactorischen Region Platz greifen können, ohne dass eine entsprechende functionelle Veränderung des Organs selbst anzunehmen ist, vielmehr bloss unter dem Einfluss der Architectur des Kopfes.

c) Hirn von *Acipenser.*

Von *Acipenser sturio* stand mir ausser den oben erwähnten Schnittserien ein Gehirn zu Gebote, das genau dem von Johnston (Fig. 1) abgebildeten entspricht. Johnston's und Goronowitsch's Beschreibung folgend, begegnen wir beim Störgehirn einer Menge eigenartiger Bildungen. Der Boden des gesammten Gehirns, also die Ventromedian- und die Ventrolateralzonen unterscheiden sich von denen anderer Fische namentlich durch ihre beträchtliche Dicke, welche den Ventrikeln wenig Raum übrig lässt. Eine besondere Art der Specialisirung kommt der Hypophyse zu, eine ungemein starke Entwickelung den Nerven der Medulla oblongata, während der Opticus hinwiederum im Querschnitt dieselbe primitive S-förmige Faltung wie bei den primitiven Selachiern beibehalten hat (Johnston, Fig. 24). Primitiv erscheint auch die wenig tief einspringende Commissura anterior, sowie der epitheliale Charakter der Ventrolateralzone vor und hinter ihr. Die Decke des 4. Ventrikels ist langgestreckt und in ausgiebigster Weise mit Falten übersät, die Endblase ist rudimentär und langgezogen, die gesammte Rautendecke also im Sinne des Circulationssystems specialisirt. Das Hinterhirn stellt die aberranteste Bildung dar. Seine gewaltige Masse, die totale Verdrängung der Medianzone, ja deren Aufwulstung durch die Stauung der herandrängenden Massen der Ventrolateralzonen (Johnston, Fig. 7, Nebenfigur), das Vordrängen der Gesammtmasse in den Ventrikel des Mittelhirns bis zu beinahe völliger Ausfüllung desselben, und Reduction seiner Medianzone auf ein Epithel, das alles sind Züge hoher Specialisirung, die diesem Hirn einen ganz besonderen Charakter verleihen. Einen gewissen Grad der Specialisirung zeigen auch die Lobi optici, in denen sich (Johnston, Fig. 18, 20; Textfig. F) immerhin ähnliche Schichten, wie bei *Polypterus*, daneben aber fünf verschiedene Typen von Zellen unterscheiden lassen. Als speciell modificirt sind auch die Basalganglien zu betrachten. Während im Verhalten der Bulbi olfactorii ein primitiver, an *Petromyzon* und *Polypterus* erinnernder Zustand gewahrt wird, sind die lang ausgezogenen Fila olfactoria eine Concession der Mechanik der Kopfentwickelung an jene Beibehaltung einer primitiven olfactorischen Region.

Von den Einzelheiten der Decke des 3. Ventrikels geben die Darstellungen der Autoren auch nicht einmal einen Begriff. Sie sei daher hier kurz auf makroskopische Präparation eines Exemplars von ca. 150 cm hin geschildert (Textfig. 32). Ihrer gesammten Form nach bildet die Decke des 3. Ventrikels ein mützenförmiges Organ, dessen lang ausgezogene Spitze dorsal-oral gerichtet ist. Sie überdeckt die Basalganglien, aber nicht die Bulbi olfactorii, die zu beiden Seiten unter der Spitze hervorschauen, wenn man das Gehirn von der dorsalen Seite betrachtet. Auf der Dorsalseite von der Spitze in der Richtung lateralwärts gegen das Ende des gesammten Gebildes verlaufen zwei durch die Blase weiss durchschimmernde Linien, lateral etwas vor der Mitte und hinter einem Pigmenthaufen treten die Venae cerebri anteriores

paarig aus; äusserlich stehen sie nicht mit den vorhin erwähnten, schräg verlaufenden Linien in Verbindung. Von der Ventralseite betrachtend, blickt man in eine tiefe, durch die gerade verlaufende Lamina supraneuroporica, welche ventralwärts vorspringt, in zwei Hälften getheilte Grube, über welche sich die lateralen Ränder des ganzen Gebildes hereinbiegen. In jeder Hälfte der Grube kann man ein glattes Mittelfeld unterscheiden, nach dem hin zahlreiche Lamellen der Seitenwand convergiren, und zwar insbesondere nach dem Punkte, der dem Eintritt der Vena cerebri entspricht. Die ganze Grube wird caudal abgeschlossen durch einen halbmondförmig transversal verlaufenden Rand. Dies ist der Rand des Velums, und wenn er in diesem Falle vom Zusammenhang mit der Vena cerebri anterior weit auseinandergerathen ist, so ist dies eine secundäre Verschiebung specieller Art, die dennoch keinen Zweifel an der Deutung des Velums aufkommen lässt. Zwischen dem Velum und der Commissura superior führt ein bei ventraler Ansicht relativ eng erscheinender Eingang in einen dorsal von dem fast horizontal gelagerten Velum hineinragenden Raum. Wie das vordere Blatt des Velums gerade verläuft, so auch das hintere. Zwischen beide schiebt sich ein Keil von Bindegewebe ein, der die fein ausgezogene Spitze dieses gesammten Raumes und den Zirbelstiel gemeinsam einschliesst und eine Masse bildet, die in ihrer Gesammtheit neben den Venae cerebri anteriores eine Tractionswirkung auf alle mit ihr verbundenen Theile ausübt. Diese entspricht denn auch der Richtung der Velumfalten, die an der Oberfläche durchschimmern. Die gesammte dorsale dreieckige Blase ist also als Zirbelpolster zu deuten; an ihrem caudalen Rande entspringt die Zirbel, die selbst weit vom Gehirn weg in der von Cattie beschriebenen Weise ihre ursprüngliche Lage beibehält.

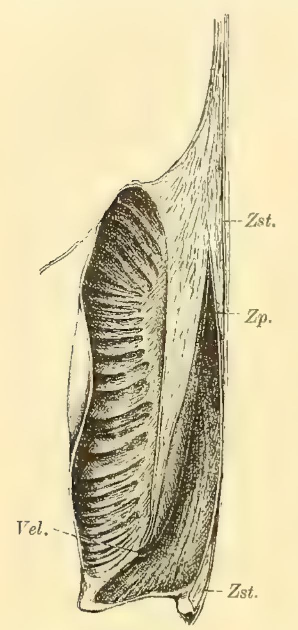


Fig. 32. Rechte Hälfte der Decke des 3. Ventrikels von *Acipenser sturio*, grosses Exemplar. 5-fach vergr. *Vel.* Velum, *Zp.* Zirbelpolster, *Zst.* Zirbelstiel.

d) *Ceratodus* und *Acipenser*.

Demnach birgt das Störgehirn ein seltsames Gemisch von primitiven und sehr speciellen Bildungen. Die Zahl der letzteren ist aber im Vergleich zu den bisher betrachteten Gehirnen relativ hoch; und doch tritt neben ihr noch eine Summe von Merkmalen primitiver Art auf, die nicht gering ist und durch genetischen Werth bedeutend ins Gewicht fällt. Fassen wir diese Merkmale noch einmal zusammen, so ergeben sich: als primitiv 1) die Längsstreckung der Medulla oblongata, 2) das Verhalten des Opticus, 3) die relativ schwache Commissura anterior, 4) die epitheliale Lamina infraneuroporica, 5) die ausgedehnte Decke des 3. Ventrikels, 6) das ungefaltete Velum, 7) die relativ schwachen Falten im Bereich der Vena cerebri anterior, 8) das ausgedehnte Zirbelpolster, 9) die sitzenden Bulbi olfactorii, 10) das Fehlen von Plexus hemisphaerium. Als lediglich pseudoprimitiv ist die epitheliale Dorsomedianzone des Mittelhirns zu beurtheilen. Dagegen sind Merkmale der Specialisirung: 1) die relativ geringe Ausdehnung der Ventrikel, 2) die relativ mächtige Ausbildung der Wandungen, namentlich an einzelnen Stellen, 3) die verdickte Medulla oblongata, 4) die Reduction und stark lamellöse Ausbildung der Rautendecke unter Rückbildung der Endblase, 5) die excessive Massenentfaltung des Hinterhirns, 6) die Verdickung der Medianzone des Hinterhirns, 7) die Stratification der Lobi optici, 8) die Ausbildung der Hypophyse, 9) der Entfaltungsgrad der Basalganglien. Wenn also auch die Berücksichtigung der Decke des 3. Ventrikels noch mehrere Punkte in die Wagschale der primitiven Merkmale werfen lässt, so scheinen doch die Anpassungscharaktere im Ganzen zu überwiegen. Von diesen letzteren können wir keinen für die Verwandtschaft zwischen *Acipenser* und *Ceratodus* geltend machen, mit Ausnahme der Entwickelung des Hinterhirns. Die Uebereinstimmung, die darin besteht, dass

bei beiden Formen die Lateralzonenmassen die Dorsomedianzone zur Verdickung bringen unter Einwanderung von PURKINJE-Zellen, lässt der Annahme Spielraum, dass in Bezug auf das Hinterhirn beide Familien ein Stück gemeinsamer Entwickelungsbahn zurückgelegt hätten; ferner spricht die Beschaffenheit der Decke des 3. Ventrikels insofern auch dafür, als der Zustand von *Acipenser* demjenigen von *Ceratodus* vorangegangen sein kann. *Acipenser* wäre in dieser Hinsicht von *Ceratodus* überholt worden, während *Ceratodus* in Bezug auf Specialisirung der Hirnwandungen überhaupt, insbesondere aber des Kleinhirns, hinter *Acipenser* zurückgeblieben wäre. Will man bei *Protopterus* die sitzenden Bulbi olfactorii als primitives Merkmal beanspruchen und nicht in unserem Sinne deuten, so würde damit noch ein die Dipnoer und die primitiven Ganoiden verbindendes Merkmal hinzukommen. Die hauptsächlichsten Modificationen aber, die am Störgehirn gegenüber primitiven Zuständen in anderen Gehirnen namhaft zu machen sind, würden zurückgehen: 1) auf vermehrte Ansprüche der Peripherie an Ausbildung centraler Stationen, 2) Specialisierung der Decke des 4. Ventrikels und der Hypophyse im Dienste der Secretion, 3) mechanische Einwirkungen der Traction im Bereiche des Zwischenhirndaches, somit ebenfalls auf nicht centrale Einflüsse.

e) Hirn von *Scymnus*.

Zu einer Vergleichung des *Ceratodus*-Gehirns mit dem der Selachier nöthigen uns schon die Schlussfolgerungen, die die Autoren über die Verwandtschaft des Gehirns beider Unterklassen gezogen haben. Im Verlaufe dieser Arbeit haben wir schon wiederholt wachsthumsphysiologische Beobachtungen aus der Gruppe der Selachier verwerthet, und aus unseren Erörterungen p. 567 geht wohl zur Genüge hervor, dass wir begründen können, warum der Hirnphylogenie der Selachier eine viel grössere Bedeutung zukommt als der jeder anderen Fischunterklasse. Hier kommt es nun nur noch darauf an, zu discutiren, ob und inwiefern *Ceratodus* in seinem Gehirn sich den Selachiern anschliessen lässt und worin er sich von ihnen unterscheidet. Begreiflicher Weise ist an einen Anschluss bei höheren Selachiern nicht zu denken, vielmehr nur bei primitiven und bei diesen an deren primitivste Zustände. Denn so tief auch die niedersten Selachier im Bau ihres Gehirns unter den übrigen Fischen und höchstens neben *Petromyzon* und *Polypterus* auf ähnlicher Höhe stehen, so enthalten sie bereits eine Reihe von Charakteren, die nicht mehr ursprünglicher Art sein können.

Ich wähle als specielles Vergleichsobject das Hirn von *Scymnus lichia*, um daran die nöthigsten Ausführungen zu knüpfen. Die eingehende Begründung ist meiner anderweitigen Bearbeitung vorbehalten (Textfig. 32).

Die Decke des 4. Ventrikels ist in Bezug auf Ausdehnung und den Grad ihrer Differenzirung relativ primitiv, doch nicht so weit wie diejenige von *Polypterus*. Während die Hirnwandungen von geringer Dicke, die Ventrikel aber sehr weit sind, existiren doch einige Stellen, an denen es zu besonderen, den Selachiern eigenthümlichen Gestaltungen kommt. Als eine solche durchaus nicht primitiver Art ist in seiner Gesamtheit das Hinterhirn zu betrachten (Textfig. 33). Während in seinen Einzelheiten es sehr primitiv bleibt, wie im allmählichen Uebergang der Dorsolateralzone, im epithelialen Charakter der Medianzone, ist seine vordere Kuppe eine Neubildung, die es specialisirter erscheinen lässt als das Kleinhirn von *Polypterus*, *Petromyzon*, *Protopterus*. Die Lobi optici sind stärker entwickelt, was ihre Masse betrifft, als die der bisher erwähnten Fischtypen, und wenn es in ihnen auch nicht zu solcher Schichtbildung kommt, wie bei *Polypterus* und *Acipenser*, so verdickt sich anderseits die Medianzone, was sowohl bei *Petromyzon* als bei *Acipenser*, *Polypterus* und allen Dipnoern nicht in ebensolchem Maasse der Fall ist. Mechanisch hat

man sich das Zustandekommen der Verdickung also zu denken, dass wohl nicht nur die Massen der Lobi optici, sondern auch mit dem von ihnen ausgehenden Druck der durch die eigenartige Entwickelung des Hinterhirns auf die Lateralzonen des Mittelhirns einwirkende Einfluss der Kleinhirnmassen sich geltend macht. Sehr schwach entwickelt, aber kaum weniger als bei *Acipenser* und *Petromyzon*, ist die Commissura superior ausgebildet. Der Differenzirungsgrad der Hypophyse ist zwar bei *Scymnus* ein hoher zu nennen; daher auch als Folge davon sich Complicationen der gesammten Trichtergegend ergeben. Dies ist jedoch nicht der einfachste Zustand des Trichters. Wir treffen ihn vielmehr bei dem nahe verwandten *Laemargus rostratus* auch im erwachsenen Gehirn auf dem embryonalen Stadium eines einfachen Sackes an. Relativ mächtig ist die Opticuskreuzung, die entsprechend der Grösse der Augen und der Lobi optici entfaltet ist. Der orale Abschluss des Hirnrohres ist im Zusammenhang mit der Configuration des Riechhirns in eigenthümlicher Weise gestaltet. Keineswegs primitiv sind die starken medianen Wandverdickungen der Laminae supraneuroporica und infraneuroporica, während der Neuroporus selbst auf seinem embryonalen Zustande beharrt und durch das ganze Leben hindurch beinahe epithelial bleibt. Besondere Aufmerksamkeit verdient natürlich auch hier die Decke des 3. Ventrikels (Textfig. 34). Sie ist bei den primitiven Selachiern in typischer Einfachheit ausgebildet, doch innerhalb nahe verwandter Gattungen in ihrem speciellen Bestande ziemlich schwankend. In ihrer Gesammtheit bildet sie ein längsovales, löffelartiges Gebilde, aus dem etwas hinter der Mitte die Venae cerebri anteriores austreten. Ventral betrachtet, erscheint das Velum wie bei *Acipenser* als bogenförmiger, nach den caudalen Ecken verlaufender Querwulst, der caudal glatt, oral aber von vielfachen Falten überzogen ist. Der postvelare Abschnitt entspricht dem Zirbelpolster, bleibt aber eine flache Blase, flacher noch als bei *Polypterus*, und ist nicht wie bei den Stören und Dipnoern spitz ausgezogen. Auch der prävelare Abschnitt ist ungemein einfach und bildet nur wenig vorspringende, in oral spitzem Bogen verlaufende halskrausenartige Hervorragungen, die als Plexus hemisphaerium zu bezeichnen sind. Diese sind hier, wo sie bei primitiven Formen eben entstehen, immerhin schon als specialisirte Bildungen zu betrachten, wenn man ihre Abwesenheit bei *Ceratodus* und *Acipenser* in Erwägung zieht. Sie entwickeln sich innerhalb der Selachier nach Maassgabe der Verdickung

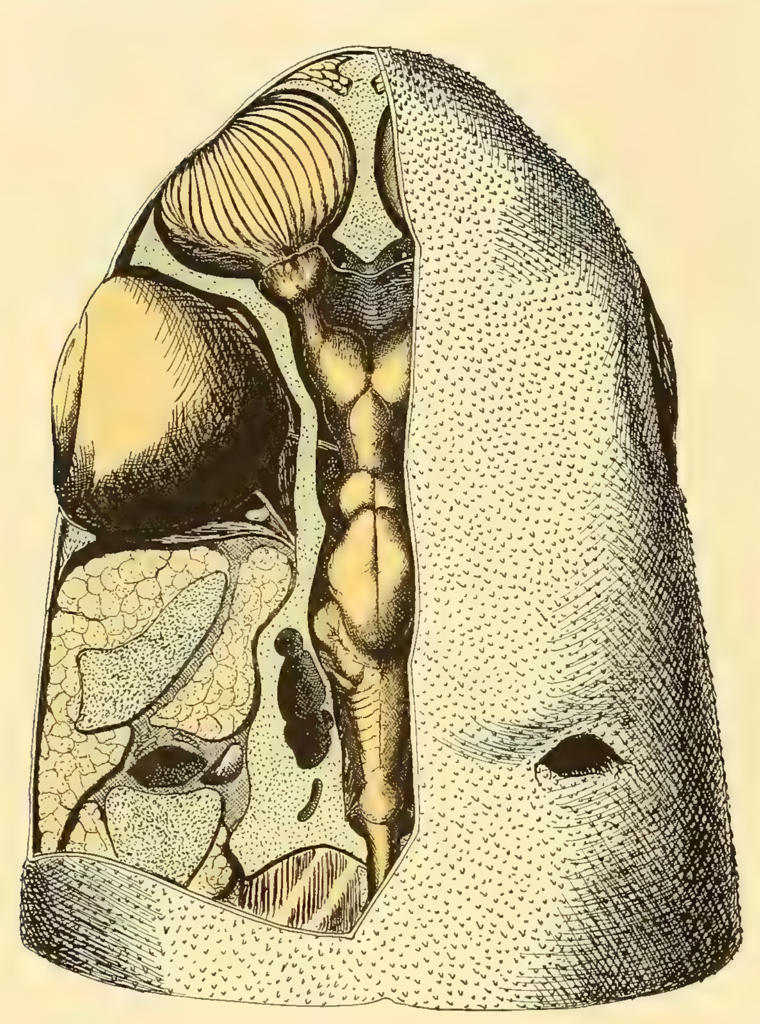


Fig. 33. Horizontalsitus des Gehirns von *Scymnus lichia*, 85 cm. $1^1/_2$-fach vergr.

des Vorderhirns zu gerade solchen Organen, wie bei *Protopterus*; so schon bei *Cestracion*, noch mehr aber bei den höher specialisirten Formen, den Carchariiden und Lamniden, besonders excessiv bei den Zygaeniden. Ausser diesen Plexus wird dann noch an der Vorderspitze des prävelaren Abschnittes ein kleiner Faltenknäuel erzeugt, den man als Paraphyse betrachten kann, wenn man will. Das Vorderhirn ist in der bekannten Weise ausgebildet, zwei langgestreckte Schläuche von verschiedenem Grad der Wandverdickung und verschiedener Länge, welche mehr mit der Körpergrösse der Individuen als mit den

Fig. 34.

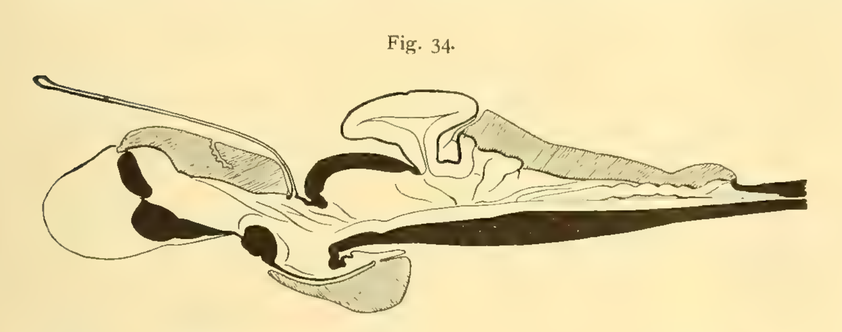
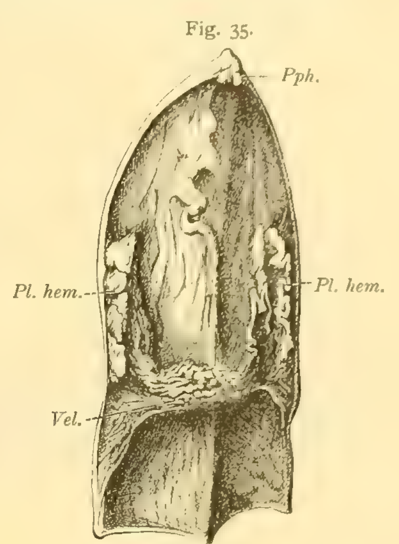


Fig. 35.



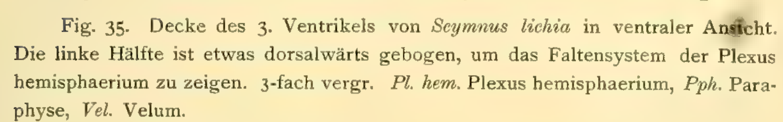


Fig. 34. Medianschnitt des Gehirns von *Scymnus lichia*. 2-fach vergr.

Fig. 35. Decke des 3. Ventrikels von *Scymnus lichia* in ventraler Ansicht. Die linke Hälfte ist etwas dorsalwärts gebogen, um das Faltensystem der Plexus hemisphaerium zu zeigen. 3-fach vergr. *Pl. hem.* Plexus hemisphaerium, *Pph.* Paraphyse, *Vel.* Velum.

Gattungsunterschieden wechseln. Ihrem Bau nach stimmen diese Theile mit denen von *Ceratodus* überein, sie enthalten aber noch mehr als diese, denn während bei *Ceratodus* die Lamina infraneuroporica nur allmählich und schwach anschwillt, die Supraneuroporica aber epithelial bleibt, verdickt sich auch die letztere bei Selachiern in ansehnlichem Grade unter dem Einfluss der Ausbildung von Tubercula dorsalia. Anderseits bleibt die Structur des Selachiervorderhirns, und zwar nicht nur die des primitiven, insofern zurück, als Schichtbildung seiner Elemente unterbleibt, nur die Nähe der Membranae limitantes modificirt die Elemente, indem diese sich nach der Peripherie hin abplatten. Suchen wir daher am Selachierhirn die primitiven und die secundären Eigenschaften zu trennen, so erweisen sich als primitiv: 1) die Ausdehnung der Decke des 4. Ventrikels; 2) die Dünnwandigkeit des Hirns bei relativ gleichmässiger Wandverdickung; 3) die Weite der Ventrikel; 4) die Ausdehnung epithelialer Theile des Hirnrohres, nicht nur der Plexus, sondern auch der Dorsomedianzone des Hinterhirns, des Recessus neuroporicus; der allmähliche Uebergang von der Medulla oblongata zum Hinterhirn; 6) das Fehlen der Schichtung in den Lobi optici; 7) die schwache Commissura superior; 8) der einfach sackartige Trichter (*Laemargus rostratus*); 9) die Decke des 3. Ventrikels sowohl in ihrer Gesammtheit als im Einzelnen; schwaches Velum, geringe Verzerrung der Abschnitte, geringe Modification durch Kopfbau und Circulation; 10) ausdehnbare Tractus olfactorii; 11) Mangel an Schichtung der Vorderhirnelemente. Andererseits sind specialisirt: 1) die Faltenbildung der Rautendecke; 2) das Hinterhirn in seiner Gesammtheit, insbesondere dessen Vorderkuppe; 3) die Lobi optici in Bezug auf Wandverdickung; 4) die verdickte Dorsomedianzone des Mittelhirns; 5) die Hypophysis; 6) die Opticuskreuzung; 7) die Laminae infraneuroporica und supraneuroporica; 8) die Plexus hemisphaerium; 9) die Tubercula dorsalia; 10) die kurzen Fila olfactoria. Von diesen meist specifisch selachischen Eigenschaften theilt *Ceratodus* diejenigen, die auch anderen Fischen zukommen (1, 5), ausserdem die kurzen Fila olfactoria, ein Merkmal, das übrigens, wie *Echinorhinus* lehrt, bei Selachiern nicht durchgreifend ist.

Im Anschluss an dasjenige, was wir in Bezug auf den „N. praeopticus" der Dipnoer feststellten, muss hier ein Vorkommniss beschrieben werden, das jenen Nerven nicht als ein eigenthümliches Merkmal der Dipnoer erscheinen lässt, wie SEWERTZOFF glaubt. Durch die Freundlichkeit von Herrn Prof SCHAUINSLAND in Bremen bin ich unter Andern in den Besitz eines Embryo von *Callorhynchus antarcticus* also eines Holocephalen gelangt, dessen Kopf ich in eine Serie von Sagittal- und Horizontalschnitten zerlegte. Nachdem der Nervus praeopticus wenigstens seinem Vorhandensein nach bei den Dipnoern nachgewiesen war, konnte ich ihn bei andern Selachiern nicht wieder finden, gebe aber die Möglichkeit zu, dass er sich an sehr sorgfältig conservirten älteren Embryonen alter Selachiergattungen finden kann. Nur ein kleiner Zellhaufen, der aber etwas mehr dorsal liegt, als das Ganglion liegen müsste und ohne nachweisbare Nervenfortsätze war bei älteren Embryonen von *Acanthias* und *Scyllium* zu sehen. Ich möchte indes nicht entscheiden, ob dieser Haufe nicht ebensogut als eine Lymphdrüse aufgefasst werden könnte. Bei *Callorhynchus* dagegen (Textfig. 36) fand sich ventral medial vom Bulbus olfactorius, also an derjenigen Stelle, wo es zu erwarten stand, ein ziemlich ansehnliches Ganglion bestehend aus einer grösseren Anzahl von Zellen. Dieses Ganglion entsendet in die Scheidewand der Riechschleimhaut Nervenfasern in einem geschlossenen Bündel, das von Bündeln der Riechnerven ventral begleitet wird. Anderseits lassen sich in entgegengesetzter Richtung unter einem mächtigen Blutgefäss Fasern verfolgen, die über einem vorspringenden Knorpelhöcker sich zwischen diesem und dem Gefäss verlieren, um caudalwärts wiederum aufzutreten und längs dem Gefäss zu verlaufen. Dann wo das erwähnte Gefäss unterbrochen aus dem Zusammenhang mit zwei anderen Gefässen durch den Schnitt gelöst ist, biegt der N. praeopticus zwischen die beiden Gefässe ein, parallel begleitet von einem ähnlichen Nervenast, aber plötzlich seitwärts abbiegend. Von hier an konnte ich den Nerven nicht einwandfrei weiter verfolgen. Es scheint, dass er an dieser Stelle zugleich mit den Blutgefässen die Schädelhöhle verlasse und dass er sich mit einem in caudaler Richtung abgehenden Zweige vereinige. Ein Eintreten in den Boden des Gehirns konnte ich indes nicht beobachten, weder am Vorderhirn, noch am Zwischenhirn.

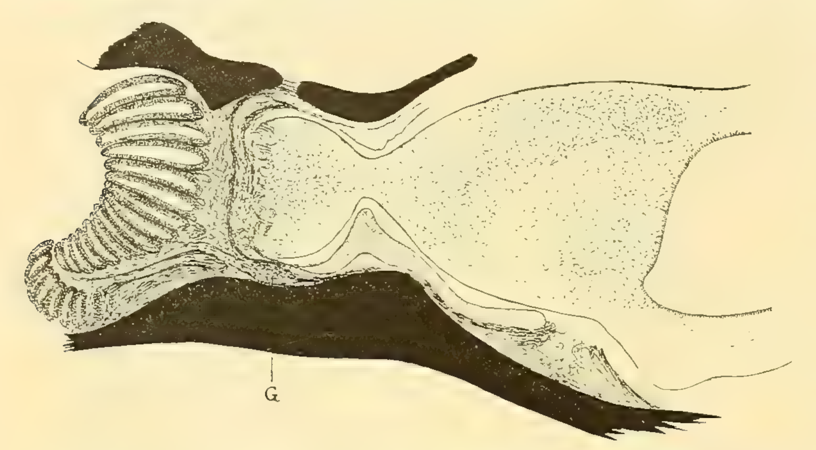


Fig. 36. Sagittalschnitt der vorderen Kopfgegend von *Callorhynchus antarcticus*, Embryo von 8,5 cm; 20-fach vergr. *G* = Ganglion praeopticum.

Was nunmehr bei Dipnoern und Holocephalen als Nervus praeopticus nachgewiesen ist, scheint mir überhaupt nichts anderes zu sein, als derjenige Trigeminusast und sein Ganglion, den auch RUBASCHKIN (Anat. Anz., Bd. XXII, 1903) beim Hühnchen als Nervus olfactorius trigemini beschrieben hat.

f) Das Hirn von *Ceratodus* im Vergleich mit den primitiven Eigenschaften im Hirn der Fische.

Es fragt sich nun, wie viele und welche der primitiven Eigenschaften des Selachierhirns die Vorstufe für die Zustände des *Ceratodus*-Gehirns können gebildet haben, und da ergiebt sich denn, dass es geradezu alle oben von uns zusammengefassten 11 Punkte sind. Das primitive Selachierhirn kann somit, soweit nicht bereits in ihm Modificationen einzelne Gegenden befallen haben, als

prototypisch, auch für das Hirn von *Ceratodus*, betrachtet werden, und es fragt sich endlich nur noch, wie es und dasjenige von *Ceratodus* sich zu den als primitiv erkannten Zuständen im Hirn von *Acipenser* und *Polypterus* verhalten.

Primitiver als bei Selachiern ist bei *Polypterus* nur 1) die Decke des 4. Ventrikels, 2) das Hinterhirn, indem es bei sehr ähnlicher histologischer Differenzirung und gleichem Verhältniss zwischen den Lateralzonen und der Dorsomedianzone die Selachier und *Polypterus* nicht nur verbindet, sondern auch von allen Fischen scheidet; der secundären Umbildung zu dem specifisch selachischen Hinterhirn ist es jedoch bei *Polypterus* noch nicht anheimgefallen; 3) die nicht verdickte Lamina supraneuroporica. Dagegen sind secundär resp. pseudoprimitiv bei *Polypterus*: 1) die Lobi optici; 2) die Dorsomedianzone des Mittelhirns, 3) die Längsstreckung der Decke des 3. Ventrikels, ihre specielle Umbildung; 4) die mächtige Commissura anterior; 5) die Hypophysis; 6) die specielle Ausbildung der Basalganglien; 7) die Streckung der Fila olfactoria; 8) das Fehlen des Dachkerns. Im Vergleich zu *Polypterus* ist also das Selachierhirn nur in 3 Punkten nicht primitiv zu nennen, ebenso primitiv in den als primitiv aufgeführten Merkmalen 1, 2, 3, 4, 5, primitiver aber durch 6, 7, 8, 9, 10, 11. In seiner Gesammtheit ist also das Selachiergehirn an primitiven Zuständen reicher, auch als dasjenige von *Polypterus*. *Polypterus* weist daher nur in denjenigen Merkmalen, die primitiver sind als die selachischen Zustände, Stadien auf, die das *Ceratodus*-Hirn muss durchlaufen haben, nicht aber in seinen specifisch polypteriden. Anders *Acipenser*. Hier besteht, wenn auch nicht eine Nothwendigkeit, so doch eine Möglichkeit, dass eine Strecke gemeinsamen Entwickelungsweges vom Gehirn des *Ceratodus* sowohl wie der Störe zurückgelegt wurde, so im Hinterhirn, auch in der Decke des 3. Ventrikels, durch welche sich *Acipenser*, wie ich früher nachgewiesen habe (Vorderhirn der Fische, Anat. Anz., 1893), näher an die Selachier anschliesst, als man zuvor glaubte. Auch die schwache Verdickung der Lamina infraneuroporica und das Fehlen der Plexus hemisphaerium bei *Acipenser* erinnert an *Ceratodus* und setzt beide Formen in einen gewissen Gegensatz zu den in diesem Charakter höher specialisirten Selachiern. Die Beschaffenheit der Decke des 3. Ventrikels von *Acipenser* bildet, wie oben gezeigt, ein gewisses Uebergangsstadium zwischen dem entsprechenden Gebilde der Selachier und dem von *Ceratodus*.

Trotz der weitgehenden Specialisirung der Lateralzonen, welche dem Hirn von *Acipenser* ein im Ganzen nicht primitives Gepräge aufdrückt, würde daher doch diese Gattung, und wohl überhaupt die Chondrostei, in einer Reihe von Merkmalen nicht nur Vorstufen der bei *Ceratodus* beobachteten Zustände aufweisen, sondern niedere Zustände bewahrt haben, theils gemeinschaftlich mit solchen bei primitiven Selachiern, theils mit solchen, die noch primitiver sind als die der Selachier. Ebensowenig aber, wie wir alle vielfach modificirt auf uns gekommenen alten Fischtypen im Gesammtbestande ihrer Organe als primitiv taxiren dürfen, indem sich bei ihnen theilweise Urzustände mit Zeichen hoher Anpassung verbinden, ebensowenig dürfen wir auch das Gehirn jedes einzelnen derselben so abschätzen wollen. Dass hierbei den für die centralen Functionen bedeutungslosen, bisher meist unbeachteten Epithelien die hohe Bedeutung zukommt, die ich aus einer Uebersicht über die vergleichende Anatomie des Hirns darzulegen begonnen habe (Bauplan des Wirbelthiergehirns, 1894), dürfte aus diesem speciellen Falle aufs handgreiflichste klar geworden sein. Die dort von mir vertretene Ansicht, dass nämlich den primitiven Geweben und Organen des Gehirns und nicht den funktionell bedeutungsvollen für die Phylogenie die grösste Bedeutung zukommt, ist übrigens weiter nichts als eine Consequenz des Entwickelungsgedankens. Auf dem Gebiete der Neurologie setzt sich zwar ihr stets noch jener dumpfe Widerstand entgegen, der seinen psychologischen Grund in den

medicinisch-physiologisch bedingten Zwecken dieser Disciplin hat. Eine natürliche Geschichte auch des Centralnervensystems aber ist nur möglich, wenn wir die Anpassungserscheinungen auf gemeinsame äussere Factoren, mechanische Wirkungen in der Entwickelung der im Kopf coexistirenden Organe, Ansprüche der Circulation, endlich functionelle Ansprüche der Peripherie an die Centren zurückführen und ausscheiden. Dann bleibt ein Rest von Eigenthümlichkeiten, die nach dem längst verschwundenen und umgewandelten Urtypus hinweisen und daher den Bauplan enthüllen. Mehr als jedes andere Organ aber bedarf das Hirn für die Beurtheilung seiner genetischen Bedeutung, dass wir es nur in den grössten Zusammenhängen mit der Naturgeschichte seines Trägers zu erfassen und zu verstehen suchen.

Verzeichniss der Abbildungen.

(Die Textabbildungen 1, 2, 3, 4, 10, 11, 12, 13, 20—35 sind von Prof. RUDOLF BURCKHARDT, die Textabbildungen 5, 6, 7, 8, 9, 14 bis 19 sowie Fig. 1—6 auf Tafel XLII von Dr. ROBERT BING gezeichnet.)

Inhaltsverzeichniss.

Ueber die Entwickelung der Mesenterien, der Leberligamente und der Leberform bei den Lungenfischen.

Von

Ivar Broman,
Professor an der Universität Upsala.

Mit Tafel XLIII und 54 Figuren im Text.

Frühere Untersuchungen.

Ueber die mesenterialen Verhältnisse der Fische im Allgemeinen liegen in der Literatur nur wenige und meistens sehr unvollständige Angaben vor.

Am eingehendsten hat meines Wissens RATHKE (1824, 1827, 1830 und 1837) dieses Kapitel der vergleichenden Anatomie behandelt. Die betreffenden Beobachtungen dieses Autors sind indessen zum grossen Theile unbeachtet geblieben und nunmehr fast ganz in Vergessenheit gerathen. Da sie indessen für das Verständniss der mesenterialen Verhältnisse bei den Lungenfischen und deren Entstehung von Interesse sind, finde ich es angemessen, sie hier kurz zu referiren.

RATHKE untersuchte zuerst (1824) den Darmkanal und die Zeugungsorgane bei 56 verschiedenen Fischarten, welche alle in Danzig frisch zu haben waren. In einem besonderen Capitel „Befestigung des Verdauungsweges" behandelt er die uns hier interessirenden Verhältnisse.

Es giebt nach RATHKE (1824) sowohl

I. Fische, denen ein Mesenterium vollständig fehlt und aller Wahrscheinlichkeit nach auch immer gefehlt hat; wie auch

II. Fische mit Mesenterium.

Diese letztgenannten Fische haben im Allgemeinen entweder:

A. ein einfaches, dorsales Mesenterium; oder

B. 2 dorsale Mesenterien (ein Mesenterium für den Oesophagus + Magen und ein zweites Mesenterium für den Darm).

1) Diese beiden Mesenterien liegen im Allgemeinen neben einander und verschmelzen in der Pylorusgegend mit einander.

2) Beim Heringsgeschlechte liegen aber diese beiden dorsalen Mesenterien „über einander"; d. h. das Mesenterium des Darmes inserirt an der Ventralseite des Magens, dessen Dorsalseite durch das Mesogastrium mit der dorsalen Bauchwand verbunden ist.

Einige Fische haben ausserdem

C. ein ventrales Mesenterium.

Zur Gruppe I rechnet RATHKE (1824) die Karpfen und die Pricken. Den letztgenannten fehlt bekanntlich jede Anheftung des Darmes an die Bauchwände. Bei den erstgenannten sind dagegen alle Bauchorgane mit Ausnahme der Schwimmblase und der Nieren durch zahlreiche Fäden und Bänder sowohl unter sich wie mit der Bauchwand verbunden. Einige von diesen Fäden enthalten Blutgefässe, andere nicht. — Die Entstehung dieser Verbindungsfäden erklärt nun RATHKE in folgender Weise:

Von Anfang an fehlte wahrscheinlich diesen Fischen das Mesenterium. Da nun die Venen des Darmes und der Milz nicht durch ein Omentum minus zur Leber hingehen konnten, „so schlugen sie andere Wege ein, um dahin zu gelangen". . . „Ehe sich aber ein Gefäss bildet, muss ein Schleimgewebe

vorhanden sein, in welchem das Blut seinen Fluss nehmen und sich einen Kanal, bildlich gesprochen, auswaschen kann. Ein aus Schleimgewebe bestehender Verbindungsfaden musste mithin schon vorher entstanden sein, ehe ein vom Darme zur Leber hinüber gehendes Blutgefäss sich entwickeln konnte. Hatte sich nun an mehreren nahe gelegenen Stellen ein Streben des Blutes gezeigt, vom Darme zur Leber hinüber zu fliessen, war an einer jener Stellen aber dieses Streben früher zum Zweck gelangt, so verblieben an den übrigen nur aus Schleimgewebe bestehende, noch nicht zur Entwickelung von Venen gelangte Verbindungsfäden, oder sanken wohl gar auf eine frühere Stufe zurück, nachdem früher schon kleine Venenzweige aus ihnen hervorgegangen waren." — In ähnlicher Weise sucht RATHKE die fadenförmigen Verbindungen der Geschlechtstheile und der Bauchwände mit dem Darm und der Leber dadurch zu erklären, dass die Venen dieser Partien zu einer Verbindung mit dem Pfortadersystem tendirten und, da die Mesenterien fehlten, andere, mehr selbständige Wege wählen mussten.

Die Möglichkeit, dass diese Fische früher vielleicht Mesenterien hatten, welche secundär verloren gegangen sind, hält RATHKE zu dieser Zeit (1824) für sehr unwahrscheinlich; und dieses, obgleich er einsieht, dass der Darmkanal dieser Thiere sich solchenfalls in principiell anderer Weise bilden musste als bei anderen Wirbelthieren. Er gesteht, dass nur embryologische Untersuchungen hierüber entscheiden können, glaubt jedoch, „dass man bei den Karpfen jemals ebensowenig, als bei den Pricken, ein Gekröse finden wird". — Die Ueberzeugung RATHKE's, dass die Karpfen niemals ein Gekröse gehabt haben, muss zu dieser Zeit ganz besonders fest gewesen sein; denn er vergisst sogar an einer Stelle, dass der ursprüngliche Mangel eines Gekröses bei den Karpfen noch nicht embryologisch bewiesen war. Er sagt nämlich zuletzt: „Noch lehrt die Zergliederung der Karpfen, dass auf dem Darm sich ein Bauchfell ausbilden kann, ohne Fortsetzung des Gekröses zu sein" (loc. cit. p. 107).

Später fand RATHKE (1830), dass ausser bei den Cyprinen und bei den Petromyzonten (*Petromyzon fluviatilis, Petromyzon planeri* und *Ammocoetes branchialis*), auch bei *Syngnathus ophidion* ein Gekröse fehlt, und dass die Blutgefässe, die von der Rückenwand des Leibes zu dem bei *Syngnathus* ganz einfachen Darme hingehen, sich als frei liegende Fäden darstellen. „Dieser Mangel des Gekröses", schreibt RATHKE (1830), „ist der Entwickelungsgeschichte wegen aller Aufmerksamkeit werth, und es lässt sich eine zweifache Ursache desselben denken. Entweder nämlich löst sich das ganze Gefässblatt der Keimhaut, wenn der Embryo der oben genannten Thiere sich ausbildet, in der ganzen Länge der Bauchhöhle von der Rückenwand dieser Höhle ab und folgt durchaus dem Darme, in welchem Falle die Aorta vielleicht nicht, wie in anderen Wirbelthieren, ihr Dasein dem Gefässblatte verdankt, oder es bildet sich wirklich ein Gekröse, wird späterhin aber völlig aufgelöst. Für das Statthaben des letzten Falles lassen sich einige, für das des ersteren jetzt, meiner Einsicht nach, noch gar keine Gründe angeben. Jene Gründe nun sind 1) die Analogie, die sich uns in der ersten Entwickelung der verschiedenen Wirbelthiere darbietet, und 2) die Erscheinung, dass bei mehreren Pleuronecten das Gekröse vielfach durchlöchert ist" (loc. cit. p. 439).

Wie wir hieraus sehen, hat RATHKE schon jetzt seine frühere Auffassung betreffs der Entstehung des totalen Gekrösemangels bedeutend modificirt, obgleich er noch nicht Gelegenheit gehabt hatte, die betreffenden Fische embryologisch zu untersuchen. Einige Jahre später (1837) bekam derselbe Autor Gelegenheit, *Syngnathus*-Embryonen zu untersuchen, was zu einer vollständigen Veränderung seiner ursprünglichen Meinung führte. Er schreibt jetzt über die mesenterialen Verhältnisse der Fische Folgendes: „Unter den Fischen, die ich im südlichen Russlande zergliederte, sah ich bei den meisten den Darm durch ein Gekröse befestigt. Vermisst aber habe ich ein solches Haltungsband bei allen dort untersuchten Syngnathen, selbst bei beiden *Cyprinus*-Arten. Jedoch muss ich hier zugleich bemerken, dass ich dasselbe bei den Embryonen der Syngnathen, selbst bei den ältesten, vorgefunden und somit eine Vermuthung, die

ich schon früher geäussert hatte, bestätigt gefunden habe, diese nämlich, dass, wenn bei einem Fische das Gekröse fehlt, dasselbe ursprünglich vorhanden gewesen, nachher aber in Folge einer stattgehabten Resorption verschwunden ist [MECKEL's Archiv, 1833 [1])]" (loc. cit. p. 351).

Dieser Meinung scheint RATHKE später treu geblieben zu sein. In seinen nach seinem Tode von GEGENBAUR herausgegebenen „Vorträgen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere" sagt RATHKE (1862) nämlich hierüber: „Ein Gekröse findet sich ursprünglich wohl bei allen Fischen vor, einige aber giebt es, bei denen es allmählich mehr oder weniger vollständig aufgelöst wird, weshalb denn bei ihnen in späterer Lebenszeit der Darmkanal zum grossen und grösseren Theile nur durch Gefässe mit der Rückenwand des Leibes zusammenhängt."

Zur Gruppe II A gehören nach RATHKE (1824) diejenigen Fische, „welche, wie die Cobiten und Hornhechte, noch gar keinen oder, wie die Stichlinge, einen mit dem Darme in gerader Linie verlaufenden Magen besitzen". Es giebt aber auch Fische, deren Darm mehrere Biegungen macht und trotzdem ebenfalls ein einfaches dorsales Mesenterium besitzt. „Beim Dorsche z. B., obschon derselbe 3 neben einander liegende Darmstücke besitzt, verläuft das Gekröse ganz gerade, wie etwa bei dem Hornhechte, indem nämlich jene Darmstücke durch kurzes Zellgewebe dicht mit einander verbunden werden, das Bauchfell in einer Flucht sich über sie herüberzieht und nur an dem ersten absteigenden Darmstücke sich zu dem Gekröse zusammenschlägt." — „Beim Seehasen dagegen und dem Schleimfische, deren Darm viele Biegungen macht, zieht sich das Gekröse in alle einzelnen Darmschlingen hinein, demnach etwa wie bei den Säugethieren."

Zur Gruppe II B gehörten die meisten von RATHKE (1824) untersuchten Fische.

„Ganz abweichend und höchst merkwürdig" fand RATHKE (1824) „das Gekröse bei den kleineren hieländischen Schollen (*Pleuronectes platessa*), insofern dieselben eigentlich mehrere hinter und neben einander liegende Gekröse besitzen." Das Gekröse der Steinbutte (*Pleuronectes maximus*) sieht ganz anders aus; es hat sich „ganz in einzelne Fibern und Bänder aufgelöst". — Dem Sandaale (*Ammodytes tobianus*) fehlt nach RATHKE der kraniale Theil des dorsalen Gekröses; bei anderen Fischen, „namentlich den höheren Lachsarten und dem Dorsche" wird die caudale Partie des Mesenterium dorsale vermisst.

Ganz besonders interessant finde ich die Beschreibung RATHKE's über „ein unteres Haltungsband" (= Mesenterium ventrale) des Darmes bei gewissen Fischen und über ein Rudiment desselben bei anderen. Die betreffenden Paragraphen citire ich hier wörtlich:

§ 68. „Ausser dem Gekröse findet man bei allen Lachsen, mit Ausnahme der Stinte (*Salmo eperlanus* und *Salmo spirinchus*), ferner bei den ihnen verwandten Heringen, desgleichen beim Barsche (*Perca fluviatilis*) und, falls ich nicht sehr irre, auch bei der Makrele (*Scomber scombrus*), ein zweites jenem entgegengesetzes Band vor, welches also für den Darmkanal ein unteres Haltungsband abgiebt, so wie jenes das obere. Dieses untere Band nun, welches übrigens nicht selten auch mit Fett erfüllt ist, erstreckt sich bei den Lachsen, Stinten und der Alse (*Clupea alosa*), vom After immer breiter werdend, nur bis zu den Bauchflossen, ist also auch verhältnissmässig zur ganzen Unterleibshöhle verschiedentlich lang, je nachdem nämlich die Bauchflosse mehr oder weniger weit vom After entfernt ist. Beim Heringe dagegen verläuft dies Band nach der ganzen Länge des After- und Mitteldarmes, kommt so wie bei den früher genannten Fischen von der Mittellinie der Bauchdecken und nimmt, was für die Zusammensetzung des Pfortadersystems wichtig ist, eine grosse Menge Venenzweige auf, die von den Bauchdecken ihren Ursprung beziehen."

---

1) Dieses Citat muss unrichtig sein, denn MECKEL's Archiv existirt nur bis zum Jahre 1832. Offenbar bezieht sich diese Aeusserung auf die schon oben referirte Arbeit vom Jahre 1830.

§ 69. „Gewissermaassen als Analogon jenes unteren Haltungsbandes, aber auch als die erste Spur eines Netzes (Omentum), kann man die von dem Bauchfelle gebildete Falte ansehen, welche entgegengesetzt dem Gekröse sich auf ähnliche Weise, wie die Hautfalte an dem Eileiter der Vögel, bei mehreren Fischen am Darme von hinten nach vorne hinaufzieht. Bei den Cobiten ist sie nur schmal, am freien Rande ganz glatt, geht vom After bis zur Leber hinauf und schliesst eine lange, in die Leber einmündende Vene ein. Ein ähnliches Band kommt vor bei den Stichlingen (*Gasterosteus*), nur geht dasselbe hier vom After bis an das Ende des Mitteldarmes, ist hinten sehr breit und flacht sich nach vorne allmählich ab. Gleichfalls erscheint beim Schleimfische (*Blennius viviparus*) ein unteres frei schwebendes Band, das vom After bis über den Anfang des Dickdarmes geht, sehr breit ist und sogar, gleich dem Netze der Säugethiere, immer eine dicke Lage von Fett zwischen seinen beiden Blättern einschliesst. Am freien Rande geht es in eine Menge verschiedentlich grosser, zungenförmiger Lappen aus. Aehnliche, jedoch schmälere und nur selten mit Fett gefüllte Falten des Bauchfelles kommen auch bei anderen Fischen am hinteren Theile des Darmes vor, so z. B. beim Welse (*Silurus glanis*) und Aale (*Muraena anguilla*)" (l. c. p. 112 und 113).

Die mir zugänglichen Lehr- und Handbücher der vergleichenden Anatomie haben betreffs der Fischmesenterien nur unvollständige und einander zum Theil widersprechende Angaben. Mehrere von diesen Autoren erwähnen nur kurz, dass die Fische ein dorsales Mesenterium haben, welches jedoch bei den meisten in Fäden und gefässleitende Bänder aufgelöst worden ist (Cuvier u. Valenciennes, 1828; Meckel, 1829; Wagner, 1834; Stannius, 1854). — Von der Beschreibung anderer Autoren (Monro, 1782; Carus, 1834; Owen, 1846) bekommt man umgekehrt den Eindruck, als wäre ein vollständiges dorsales Mesenterium bei vielen oder sogar bei den meisten Fischen zu finden.

Dass bei gewissen Fischen ein ventrales Mesenterium existirt, scheint den meisten Lehrbuchverfassern ganz unbekannt zu sein. (Nur Owen [1846] und und Hatchett Jackson erwähnen ein solches und zwar bei *Muraena*.) Daraus erklärt es sich wohl, dass Balfour und Parker (1882) ein ventrales Mesenterium bei *Lepidosteus* als etwas noch nicht Gesehenes beschreiben können [1]). Oder sollte die Beobachtung von Rathke (1824), dass z. B. beim Heringe ein ventrales Mesenterium in grosser Ausdehnung existirt, vielleicht unrichtig sein?! Doch eher ist wohl anzunehmen, dass Balfour und Parker diesen allzu gewöhnlichen Fisch niemals untersucht haben.

Suchen wir in der Specialliteratur, so finden wir indessen noch einige Angaben über die Existenz eines ventralen Mesenteriums bei den Fischen. Howes (1890) und Böhi (1901) erwähnen ein solches Mesenterium bei *Salmo*. Bei *Protopterus annectens* beschreiben Owen (1840), Ayers (1885) und Parker (1892), bei *Ceratodus forsteri* Günther (1872), Ayers (1885), ich (1904) und Neumeyer (1905) und bei *Lepidosiren paradoxa* Hyrtl (1845) und Ehlers (1895) ein wohlentwickeltes ventrales Mesenterium. Wir sehen also, dass das ventrale Mesenterium ein Attribut aller Lungenfische ist.

Nach diesem Ueberblick über die Literaturangaben betreffs der Mesenterien der Fische im Allgemeinen gehe ich zu der speciellen Literatur über, welche die uns hier interessirenden Verhältnisse bei den Lungenfischen behandelt.

Der erste Lungenfisch wurde bekanntlich (im Jahre 1837) von Natterer in Brasilien entdeckt. Natterer konnte nach Europa nur zwei Exemplare mitbringen, welche sowohl von ihm selbst wie von

1) Bei *Lepidosteus* fixirte nach Balfour und Parker (1882) dieses ventrale Mesenterium die caudale Partie des Darmes („from the beginning of the spiral valve to the anus") an der ventralen Bauchwand. „This mesentery", fahren Balfour und Parker fort, „which together with the dorsal mesentery divides the hinder section of the body-cavity into two lateral compartments is, we believe, a persisting portion of the ventral mesentery which, as pointed out by one of us (Comparative Embryology, Vol. II, p. 514), is primitively present for the whole length of the body-cavity. The persistence of such a large section of it as that found in the adult *Lepidosteus* is, so far as we know, quite exceptional. This mesentery is shown in section in the embryo in Plate 25, Fig. 53 (*v. mt*). The small vessel in it appears to be the remnant of the subintestinal vein" (l. c. p. 429).

Fitzinger und Bischoff (1840) untersucht wurden. Fitzinger nannte diesen Lungenfisch *Lepidosiren paradoxa*. Ueber die mesenterialen Verhältnisse und über die Leber des Thieres konnten diese Autoren indessen keine Mittheilung machen, weil den betreffenden Exemplaren die Bauchorgane grösstentheils fehlten (Bischoff, 1840, p. 141).

Hyrtl (1845) bekam einige Jahre später ein vollständiges, mit allen Eingeweiden versehenes Exemplar von *Lepidosiren paradoxa*, das er monographisch beschrieben hat. Dieser Beschreibung entnehme ich Folgendes (l. c. p. 20, 21, 26 und 27):

Der Darmkanal „besitzt ein Mesenterium, welches nicht von der Wirbelsäule ausgeht, sondern vom Eintritte des Darmkanales in die Bauchhöhle an, in der Länge von 5 Zoll an die innere Oberfläche der rechten Bauchwand geheftet ist. Für das hintere, 8 Zoll lange Stück des Darmkanals entspringt das Mesenterium von der inneren Oberfläche der linken Bauchwand. Das dazwischen liegende Stück des Darmes von 2 Zoll Länge hat keine Befestigung an der Bauchwand. Es liegt vollkommen frei in der Bauchhöhle. Da das vordere Segment des Darmes an die rechte, das hintere längere an die linke Bauchwand befestigt ist, so muss das mittlere gekröslose Stück desselben eine quere, von rechts nach links gehende Lage einnehmen. Man kann unter ihm mit 2 Fingern der Hand bequem durchkommen. Der vordere oder rechtsseitige Abschnitt des Mesenteriums ist im Maximum 4 Lin., der hintere $1^1/_2$ Zoll breit. Die Ursprungsstelle dieser Mesenterien liegt der Medianlinie der unteren Bauchwand viel näher als der Wirbelsäule. Die Entfernung von der Wirbelsäule beträgt für das linksseitige Mesenterium 2 Zoll 4 Lin., von der Medianlinie der unteren Bauchwand nur 7 Linien."

„Zum hintersten Ende des Darmkanales tritt noch ein drittes, 2 Zoll langes, von der Wirbelsäule entspringendes Mesenterium hinzu, so dass es zwischen diesen Befestigungsmitteln, wie der Uterus zwischen den breiten Bändern, zu liegen kommt. Man könnte die beiden ersteren Mesenterien als parietale, das letztere als vertebrales bezeichnen. Die beiden Blätter des hinteren parietalen Mesenteriums weichen, bevor sie den Darmkanal erreichen, auseinander, umfassen denselben nicht an allen Punkten seiner Oberfläche, sondern lassen ein gutes Drittel desselben frei zwischen sich. Der durch die Divergenz der beiden Blätter entstandene und durch einen Theil der Darmwand abgeschlossene dreieckige Raum bildet keine continuirliche Höhle, sondern wird durch mehrere schräg durchsetzende zellige Blätter in ungleich grosse Fächer abgetheilt, die mit einander communiciren."

„Nebst den eben beschriebenen Mesenterien hat das vordere Ende des Darmkanales, welches, da es vor der Einmündung des Ductus choledochus liegt, ohngeachtet seiner geringen Capacität, als dem Magen entsprechend aufgefasst werden muss, noch andere zahlreiche Befestigungen an der Bauchwand. Es entspringen nämlich von der äusseren Fläche desselben eine grosse Anzahl dünner, durchscheinender Blättchen, welche sich rechtwinklig durchkreuzen und zur inneren Oberfläche der Bauchwand oder zu anderen den Magen berührenden Eingeweiden hinziehen. Die winklige Durchkreuzung dieser Blättchen bedingt ein System eckiger Zellen, welche mit einander communiciren. Sie haben wohl zuweilen über 3, aber nirgends weniger als 2 Linien Durchmesser bei einer Höhe von 2—4 Linien. Von der unteren und linken Seite des Magens gehen die Zellen zur inneren Oberfläche der Bauchwand, von der rechten Seite zur entgegensehenden Fläche der Leber, und von der oberen zur unteren Fläche der zelligen Lungensäcke."

„Diese Zellenbildung ist so fremdartig und überraschend, dass ich sie bei der ersten Eröffnung der Bauchhöhle für eine zellige Schwimmblase hielt und nicht wenig erstaunt war, eine solche unter dem Darmkanale zu finden. Ich überzeugte mich jedoch bald, dass diesen Zellen eine peripherische Hülle, die zum Begriffe einer Blase gehört, fehlt, und dass das Bindungszellgewebe aller übrigen Organe genau denselben Charakter besitzt. Wurde in eine dieser Zellen sorgfältig ein Tubus eingeführt und Luft einge

blasen, so verbreitete sich diese weit unter dem Peritonaeum und füllte ein ausgedehntes Zellenlabyrinth, welches sich bis zum hinteren Ende der Bauchhöhle zwischen Lunge und Leber, Leber und Darm, Ovarium und Niere etc. ausdehnte."

„Die parietalen Mesenterien des Darmes schliessen keine Blutgefässe ein. Diese gelangen auf anderen Wegen zu oder von ihnen. Nur das vertebrale Mesenterium enthält eine zum Darme gehende Schlagader, hinter welcher es durchbrochen ist, und eine rundliche Oeffnung von 5 Linien Durchmesser zeigt."

„Die Leber liegt rechts vom Darmkanal. Ihre Länge beträgt 8 Zoll, ihre grösste Breite unter der Gallenblase 1 Zoll, ihre Dicke in der Mitte nicht über 4 Linien. Sie ist mit ihrer äusseren und oberen Fläche durch eine Folge von Zellen an die Bauchwand, mit dem vorderen Theile ihrer inneren Fläche ebenfalls durch grossnetzige Zellen an den Magen geheftet, mit dem Reste der inneren Fläche, der von einem zellenlosen Peritonäalblatte bedeckt wird, an kein anderes Organ befestigt. Beiläufig in der Mitte ihrer Länge besitzt sie einen von aussen und oben nach innen und unten laufenden Einschnitt, der die grosse Gallenblase aufnimmt, welche durch ähnliche in Zellen gruppirte Blättchen allenthalben an die sie berührenden Wände der Leber und des Magens geheftet wird. — Das vordere Ende der Leber ist vom Diaphragma 1 Zoll entfernt. Die rechte Hohlvene senkt sich an ihrem hinteren Ende in sie ein, verlässt sie am vorderen und läuft neben dem Darme, durch kleingenetzte Zellen mit ihm verbunden, zum Diaphragma."

In einem speciellen Capitel über die *Lepidosiren*-Leber schreibt Hyrtl weiter (l. c. p. 26): „Sie ist ein 7 Zoll langes und in der Mitte 7 Linien breites, flachgedrücktes, vorne und rückwärts zugespitztes Organ, dessen Form sehr an die Leber der Ophidier erinnert. Ihr Gewebe ist eher schwammig als dicht zu nennen; ihre Farbe braun und schwarz gesprenkelt, indem die an der Oberfläche erkennbaren Verästlungen der gröberen Lebervenen- und Pfortaderäste mit schwarzem Pigmente gefärbt sind. In der Mitte ihrer Länge besitzt sie einen schräg nach innen und hinten laufenden Einschnitt für die Gallenblase. An ihrer vorderen Hälfte lassen sich 3, an ihrer hinteren nur 2 Ränder unterscheiden. Nur die innere Fläche des hinteren Lappens ist durch das glatt darüber weggehende Bauchfell bedeckt, alle übrigen werden durch das oben erwähnte grosszellige Bindungsgewebe an benachbarte Organe geheftet. Man sieht deshalb keinen Theil ihrer Oberfläche bei der ersten Eröffnung der Bauchhöhle . . . Die Gallenblase ist sehr gross. Ihr Längendurchmesser beträgt im aufgeblasenen Zustande 15 Linien, bei 6 Linien Querdurchmesser. Sie ist eiförmig wie die Harnblase. Sie setzt sich in einen klappenlosen Ausführungsgang von $1^1/_2$ Linien Durchmesser fort, der in seinem Laufe zwei Ductus hepatici vom vorderen und hinteren Leberlappen aufnimmt, die in der Entfernung von 3 Linien in ihn einmünden."

Erst 50 Jahre später wurden die mesenterialen Verhältnisse bei *Lepidosiren* wieder, und zwar von Ehlers (1895) untersucht. Dieser Autor schreibt hierüber Folgendes:

„Der in Hyrtl's Darstellung gemachten Unterscheidung eines links- und rechtsseitigen Mesenteriums kann ich nicht zustimmen: und wenn ich auch unter den Haltebändern des Darmes ein vorderes und ein hinteres unterscheide, die den in Hyrtl's Darstellung gesonderten entsprechen können, so kann ich doch nicht verstehen, wie die Verhältnisse des rechten Mesenteriums sich so haben darstellen können, dass dieses peritonäale Blatt von der Bauchwand zum durchscheinenden Darm zieht, während die Leber (und Lunge) von der Bauchhaut gedeckt sind. Denn in meinen Präparationen liegen in der eröffneten Leibeshöhle die beiden ungleich langen Leberlappen derartig über der vorderen Strecke des Darmkanals, dass sie diese ganz umschliessen und verdecken. Das blasige Bindegewebe verbindet die innere Fläche der Leibeswand mit der Oberfläche der Leber. Die vordere Strecke des Darmes kann nur mit Beseitigung der Leber freigelegt werden."

„Nach meinem Befunde ist die bei weitem grösste Strecke des mit einer Spiralklappe versehenen Mitteldarmes an ihrem dorsalen Umfange völlig frei, am ventralen Umfange aber durch ein Mesenterium an die Mittellinie der Bauchwand angeheftet. Dieses Mesenterium besteht aus zwei Blättern, die gemeinsam von der Mittellinie der Bauchwand entspringen, aber in ihrem Verlaufe zur Darmoberfläche auseinanderweichen, so dass zwischen ihnen ein zeltförmiger Raum bestehen bleibt. Die First des Zeltes bilden die an der Medianlinie der Innenfläche der Bauchwand zusammenstossenden Blätter, den Boden des Zeltes die Darmwand, die beiden Peritonäalblätter die rechte und linke Zeltwand. Diese Wände sind unter der mittleren Darmstrecke am weitesten von einander entfernt, nähern sich nach vorn und hinten mehr und mehr, bis sie vorn in der vorderen freien Kante des Doppelblattes zusammenstossen, hinten gleichfalls, zugleich auch mit der peritonealen Bekleidung der Bauchwand zusammentreten. Von den beiden Blättern ist das rechte fast senkrecht von der Innenfläche der Bauchwand zur Darmoberfläche gespannt, während das linke winklig zu ihm steht. So wird die Darmoberfläche auf zwei Längslinien mit der Medianlinie des Bauches verbunden. Der zwischen beiden Zeltblättern bestehende Raum ist von bindegewebigen Lamellen derartig durchsetzt, dass hier grosse blasige Räume unregelmässig von einander abgegrenzt werden. Dieses Gewebe stimmt in seinem Aussehen ganz mit dem blasigen Bindegewebe überein, das nach aussen vom Peritonaeum so weit im Körper des Fisches verbreitet ist, und dessen Hohlräume hier wie dort die Bedeutung von Lymphräumen haben mögen. Zu dieser Ansicht bringt mich die Erfahrung, dass die bindegewebigen Platten, die die Hohlräume begrenzen, von einem Endothel bekleidet sind. Feinkörnige Gerinnsel, die sich in den Hohlräumen finden, würde ich für die in ihnen geronnene Lymphe halten, wenn nicht durch die Verwundung, die die Thiere beim Fang erhalten haben, Blutergüsse wie in die Leibeshöhle, so auch in diese Räume stattgefunden hätten, und solche Gerinnsel daher, auch wenn sie keine Blutkörperchen enthalten, doch Blutgerinnsel sein könnten.“

„Diese eigenartige Bildung des ventralen Mesenteriums stellt vielleicht einen frühen Entwickelungsstand dar. Wie der Darm mit seinem geradlinigen Verlauf das Verharren auf einer frühen Entwickelungsstufe zeigt, so thun das wohl auch die beiden von einander getrennten mesenterialen Blätter. Ich vermuthe, dass sie die nicht zur Vereinigung und Verschmelzung gekommenen Bestandtheile der Verbindungsblätter zwischen der Somatopleura und Splanchnopleura des Peritonaeums darstellen; sie weichen um so mehr auseinander, je näher sie dem Darm kommen, und Bindegewebe, welches bei Embryonen höherer Wirbelthiere diesen Raum füllt, liegt hier in der besonderen Ausgestaltung des blasigen Gewebes. Am Vorder- und Hinterrand des ventralen Mesenteriums sind dann beide Blätter verschmolzen; nach vorn waren sie darüber hinaus embryonal vielleicht angelegt, aber bei voller Ausbildung resorbirt. Bei solcher Auffassung fehlt der Darmwand, soweit sie den Boden des Zeltraumes bildet, die Splanchnopleura. Das Aussehen dieser Fläche spricht nicht dagegen; sie ist nicht so glänzend als die äussere Darmoberfläche, von einer glatten bindegewebigen Haut bekleidet, die einen Bestandtheil der Wände der Lymphräume bildet. Entscheiden kann über die Richtigkeit dieser Auffassung nur die Erkenntniss der Entwickelung.“

„Da, wo mit dem vorderen Rande das ventrale Mesenterium aufhört, heftet sich auf dem dorsalen Umfange des Darmes ein kurzes in der Sagittalebene liegendes dorsales Mesenterium an, das einen freien Vorder- und Hinterrand besitzt; dies dorsale Mesenterium ist ein kurzes, straffes einheitliches Blatt, das von der Innenfläche der peritonäal bekleideten Körperwand nahe dem medianen Rande des grösseren Leberlappens entspringt und gradlinig an den dorsalen Umfang der vorderen Strecke des Spiraldarmes sich anheftet. Das ventrale Mesenterium entspricht wahrscheinlich dem Mesenterium, das Hyrtl als das linke bezeichnet hat; vielleicht hat Hyrtl nur das linke der beiden Blätter erhalten gefunden und danach die von meinem Befunde abweichende Beschreibung gegeben. Ich komme auf die Vermuthung, da ich in

einem Fische in dem rechten Blatte einen langen Schlitz fand, die Nachbarschaft einer Bauchwunde lässt aber diesen Schlitz als eine Verletzung auffassen. Ist der Erhaltungszustand des von Hyrtl untersuchten Fisches nicht gut gewesen, so könnte darauf das Fehlen des einen Blattes zurückgehen. Varietätenbildung ist nicht auszuschliessen, da ich in einem Fische das dorsale Mesenterium nicht gesehen habe, ohne dass Spuren einer Verletzung vorhanden waren. Das rechte Mesenterium Hyrtl's kann ich dagegen nicht auf das von mir als dorsales beschriebene beziehen, da nach der Beschreibung und Zeichnung Hyrtl's dieses rechte Mesenterium sich nicht an den Darm, sondern an den ‚Magen' anheftet."

„In der von der Bauchfläche her eröffneten Leibeshöhle zeigt sich die dann vorliegende ventrale Fläche der Leber völlig von dem hier mächtig entwickelten blasigen Bindegewebe bedeckt, das zwischen ihr und der inneren Fläche der Körperwand ausgespannt ist. Von der ventralen Fläche der Leber löst sich bei der Präparation dieses Gewebe leicht im Zusammenhang ab und lässt sich als ein Blatt verfolgen, welches den Magen umhüllt und membranös in die peritonäale Bekleidung der Bauchdecken übergeht. Auf der nach hinten gewendeten Fläche der Leber fehlt eine Bekleidung mit dem blasigen Gewebe; sie ist von einer glatten peritonäalen Haut bekleidet, von der ein breites Band sich quer hinüber zum Vorderdarm spannt. Dieses Band grenzt die Bauchhöhle nach vorne ab."

„Vor dem cloakalen Endtheil des Darmes schliesst sich der Peritonäalsack nach hinten trichterförmig zugespitzt ab. Oeffnungen, die von hier aus der Leibeshöhle nach aussen führten, habe ich nicht gesehen."

Owen beschrieb (1840) die Mesenterien und die Leber bei einem zweiten, in Afrika entdeckten Lungenfische, *Protopterus annectens* (= *Lepidosiren annectens*), mit folgenden Worten:

„From the anterior or under part of the intestine the two laminae of the peritoneum are continued in a straight line, forming a kind of mediastinum to the opposite parietes of the abdomen, which is thus divided into two lateral compartments in the two posterior thirds of its extent: these compartments gradually contract posteriorly into peritoneal canals, which intercommunicate by an oval aperture three lines in length, and have a common external outlet in front of the anus, but within the common cloacal sphincter."

„The liver is a flattened subelongate unilobate gland, situated between the stomach and right ovarium, chiefly in the anterior undivided part of the abdominal cavity, but extending about half an inch beyond the commencement of the peritoneal mediastinum: it is convex externally, and concave towards the alimentary canal, measuring two inches three lines in length, and eight lines in width. It is of a light brown colour, having its peritoneal coat speckled with dark brown spots. The gall-bladder is lodged in a notch on the anterior surface of the left margin of the liver; it is sunk in the substance of the liver, with part of its surface exposed. The gall-bladder receives the bile by two cyst-hepatic ducts, which enter its cervix, and the secretion is carried to the intestine by a single, short, but moderately wide cystic duct, which terminates close to the pylorus, and by a similar but smaller valvular projection (l. c. p. 343 u. 344).

Ueber die Leber und die Mesenterien bei *Protopterus annectens* schreibt Parker (1892):

„The liver is somewhat truncated at either end, and extends from close behind the pericardium, about half-way along the body cavity, ending slightly anteriorly to the first turn of the spiral valve. It is divided into an anterior and a posterior lobe by an oblique fissure along its dorso-lateral surface, in which the coeliaco-mesenteric artery runs. A large globular gall-bladder lies partially imbedded in its left border, between the anterior and posterior lobes. The common bile-duct, which enters the ventral wall of the intestine just posterior to the pylorus, is made up of three main factors: a hepatic duct from each of the two lobes of the liver, and a cystic duct entering between them. The liver abuts against the right kidney posteriorly."

„A strong ventral, as well as a dorsal mesentery, attaches the intestine to the body-walls. The former is incomplete, one or two fenestrae being present in its anterior part.“

„The mesogastrium is much more delicate than the mesentery proper, and is also more incomplete. Peritoneal folds connect the liver with the body-wall laterally, and these, like those in relation with the stomach and urogenital organs, give rise to a sponglike meshwork of connective tissue, which extends throughout the coelome between the body-walls and the viscera. The arrangement and structure of the peritoneum appears to be very similar to that seen in *Lepidosiren* (HYRTL, 1845) and *Ceratodus* (GÜNTHER, 1871); its visceral layer is especially thick and strong“ (l. c. p. 139 und 140).

Ueber die Mesenterien des erst in späterer Zeit entdeckten australischen Lungenfisches, des *Ceratodus forsteri* KREFFT, schreibt GÜNTHER (1872) Folgendes: „This large intestinal sac[1]) is fixed by a ligament to the ventral surface of the cavity; this very peculiar ligament commences from the first turn of the spiral valve, and is continued to the end of the intestine, fixing it, not exactly along the median line of the abdomen, but somewhat to the right hand of it. It is a very strong ligament, and, behind, firm like a tendon; there is a slit in it, on the level of the pelvis, allowing of communication between the two sides of the abdominal cavity. The ventral portion of the upper part of the intestine is without mesenteric ligament. — On its dorsal side the intestine is fixed by its attachments to various organs thus, along the median line, to the smooth band of the lung; more towards the side a portion of the testicles or ovaries adheres so firmly to the intestine that it is difficult to separate them.“

Ueber die *Ceratodus*-Leber und ihre Ligamente schreibt derselbe Autor: „The liver lies immediately below the diaphragm, to which it is attached only in the neighbourhood of the large vessels penetrating the diaphragm; its upper lobe is thin and short, covering the uppermost part of the intestine, and subdivided in the middle by the very large and pear-shaped gall-bladder, which thus occupies the median line of the abdomen. This upper lobe is connected by a narrow bridge with a lateral triangular lobe lying on the right side of the intestine; it is also thin, and its tapering posterior end is firmly attached to the extremity of the testicle or ovary of the same side. The liver has no other attachment to the intestine, except at the place where the ductus choledochus enters the wall of the latter“ (l. c. p. 543).

In einem besonderen Capitel über die Leber des *Ceratodus* schreibt GÜNTHER: „Its texture is spongious, not dense, in consequence of the great width of all the venous and biliferous cavities and ducts in its interior; certain portions may be inflated like the lung of a mammal. The gall-bladder is very large, pear-shaped, and continued into the ductus choledochus, which is rather wide in its commencement, and enters by a small opening below the pyloric valve on the right side of the ventral wall of the abdomen. In order to reach this spot, the ductus choledochus has to traverse a rather long course below the mucous membrane of the stomach. Of the ductus hepatici, one, coming from the lateral lobe of the liver, and running nearly along the entire length near to the inner surface of the lobe is particularly conspicuous. These ducts are collected into one trunk, which enters the ductus choledochus in the upper half of its course, before it has reached the wall of the stomach. The common opening of the hepatic ducts is much wider than that of the ductus choledochus.“

„The vena cava which ascends along the line of attachment of the peritoneum to the right testicle enters the hindmost extremity of the lateral lobe of the liver; it becomes much wider within this lobe, and penetrates through its substance, through the bridge connecting the two lobes, and through the upper lobe, where it reappears to enter the sinus venosus communis. Its inner walls are perforated by

1) Der Magen + der Spiraldarm.

the openings of numerous small branches; and the venous system of the liver can be filled with matter of injection from either end of the vena cava."

„The arteria coeliaca, which takes its origin on the right side of the aorta, runs round the bridge, connecting the lateral lobe of the liver with the upper one, and divides into several branches on entering the intestinal canal at the end of the axis of the spire. One of its branches is destined for the liver itself, another for the dorsal portion of the lung. At the same spot several venous trunks leave the intestine, and, entering the liver, where they branch off into smaller stems, represent the portal system" (l. c. p. 545).

Ayers (1885) beschreibt die Eingeweide von *Ceratodus forsteri* und *Protopterus annectens.* Nach Studium des *Protopterus* und einer Vergleichung des letzteren mit den Beschreibungen des *Lepidosiren*, die Hyrtl, Bischoff, Peters und Natterer gegeben hatten, kommt Ayers zu der bestimmten Schlussfolgerung, „dass die beiden Thiere keine specifischen Unterscheidungsmerkmale besitzen", sondern dass sie höchstens als „Variationen derselben Species" zu betrachten sind. Er beschreibt darum *Protopterus annectens* unter dem Namen *Lepidosiren paradoxa.*

Aus seiner Beschreibung interessirt uns hier Folgendes:

„Die allgemeinen Verhältnisse der Abdominalviscera sind annähernd identisch, so dass eine Beschreibung der Lage bei *Lepidosiren* mit wenigen Veränderungen auch auf *Ceratodus* passen wird. Die Leibeshöhle beginnt dicht hinter dem Schultergürtel zu beiden Seiten des Herzbeutels und erstreckt sich rückwärts in die Schwanzgegend zu beiden Seiten der Cloaca. Da die Vorderhälfte grösser ist, so zeigt sie eine asymmetrische mandelartige Gestalt. Von dem Beginn des Mitteldarmes an nach hinten verjüngt sich die Leibeshöhle allmählich und endet schliesslich in 2 Peritonäaltrichtern, den sogenannten Pori abdominales, welche hinter dem Anus (*Ceratodus*) nach aussen münden."

„Die Leber liegt rechts und ventral vom Ernährungskanal. Bei *Lepidosiren* befindet sich die Gallenblase gänzlich rechts vom Darme und mündet in denselben vor der Mitte der Leber. Bei *Ceratodus* liegt die Gallenblase gerade ventral vom Darme und ist an die zwerchfellähnliche Membran beim Beginne der Abdominalhöhle befestigt. Der Ductus choledochus geht von der Bauchmittellinie nach rechts. Er mündet nicht weit von der Mitte der Seitenwand der ersten Spiralklappenwindung in der Nähe des Pylorus. Dagegen liegt seine Mündung bei *Lepidosiren* gerade am Pylorus. Sie ist trichterförmig, ähnlich wie die des Vorderdarmes."

„Der Raum zwischen den Eingeweiden und der Abdominalwand füllt ein zartes Zellgewebe aus. Die Zellen dieses Gewebes stehen unter einander in Verbindung und nehmen ihren Ursprung als Falten der Peritonealmembran. Soweit bis jetzt festgestellt ist, haben sie keine Funktion. Der Oesophagus steht in enger Berührung zur Dorsalwand des Herzbeutels und wird in dieser Gegend dicht umgeben von der Musculatur des Schultergürtels. Das Peritonäum zeigt häufige individuelle Variationen in seinen Verhältnissen zu den Eingeweiden. Das gilt namentlich für das dorsale und ventrale Mesenterium. Das dorsale Mesenterium des Darmes bei *Lepidosiren* kann vom Herzbeutel bis zur Blase sich ununterbrochen erstrecken, aber es hat, was häufiger ist, eine Oeffnung in der Pylorus- und nicht selten eine in der Blasengegend. Dieses gilt auch für die Ventralfalte. Diese Oeffnungen bieten die einzigen Communicationswege zwischen den beiden Hälften der Körperhöhle. Nach Leydig (1851) fehlt das Mesenterium gänzlich bei *Chimaera.* Ein theilweises Fehlen bemerkt man auch oft bei *Ceratodus* und *Lepidosiren.*"

„Die Form und Beziehungen der Leber zu den übrigen Organen sind bei den beiden Gattungen völlig verschieden. Bei *Ceratodus* ist das Organ deutlich zweilappig, und der grössere Lappen liegt ventralwärts in der Medianlinie zwischen der Körperwand und dem Darme, der kleinere Lappen liegt rechts vom

Darme in einer ähnlichen Stellung, wie die ganze Drüse bei *Lepidosiren.* Die Drüse beginnt unmittelbar hinter dem Herzbeutel und steht in Berührung mit einer Pericardial- oder zwerchfellähnlichen Membran, die sich zwischen Herz und die Bauchhöhle einschiebt. Bei keiner von beiden Gattungen erstreckt sich die Leber bis zur ersten Kammer der Spiralklappe nach hinten. Bei *Lepidosiren* wird die Leber durch die Insertion der Gallenblase in einen vorderen und einen hinteren Lappen abgetheilt. Bei beiden Gattungen besteht eine Verbindung des Seiten- (Hinter-)lappens und der rechten Geschlechtsdrüse, wie oben schon beschrieben wurde. Um Gestalt und Lage der Leber in den beiden Gattungen in Uebereinstimmung zu bringen, braucht man nur das Organ bei *Ceratodus* nach rechts um den Ductus choledochus zu verschieben und dasselbe stark lateral zu comprimiren. Bei *Ceratodus* bildet die Leber zwei breite, flache, dünne Gewebslappen, die an vielen Stellen von schwammiger Consistenz sind; dieses Schwammgewebe hat seinen Grund in der grossen Ausdehnung der venösen Räume, die sich nahe der Mitte jedes Lappens befinden. Es fehlt bei *Lepidosiren.* Die Lymphräume sind bei beiden Gattungen von ungewöhnlicher Grösse. Häufig erweitern sie sich zu Lacunen."

Ayers bestätigt die Angabe von Günther, dass bei *Ceratodus* zwei Pori abdominales existiren, und hebt hervor, dass diese — so viel bekannt — constant zu finden sind. Bei *Protopterus* findet sich dagegen nach Ayers im Allgemeinen nur ein Porus abdominalis, welcher entweder ausserhalb oder innerhalb des Kloakensphincters liegen kann. Im letztgenannten Falle können aber auch zwei Abdominalporen existiren, „welche in die dorsale Kloakenwand münden." — „Bei dieser Lage sind sie homolog denen des *Ceratodus.*"

Bluntschli (1903) bildet die *Ceratodus*-Leber sowohl von der ventralen wie von der linken Seite ab (l. c. Textfig. 1 und 2). In der letztgenannten Figur sind auch die Leberligamente bezw. ihre Insertionslinien an der Leber zu sehen. Die Angaben von Bluntschli betreffs der Leberligamente weichen von den meinigen[1]) (Broman, 1904) darin ab, dass Bluntschli das von mir so benannte „Nebengekröse", welches den Lobus venae cavae hepatis an die Lunge fixirt, als zwei parallele Ligamente (ein „Ligamentum hepato-pulmonale" [*l. h. pu*] und ein zweites Ligament [*l. h. pe*], „das den Seitenlappen der Leber an der oberen Bauchhöhlenwand befestigt"), beschreibt. Ausserdem erwähnt Bluntschli unter dem Namen „Ligamentum suspensorium hepatis" (= Ligamentum falciforme) eine kurze, „ventrale, median gelegene Peritonäalduplicatur", welche bei den von mir untersuchten Exemplaren nicht zu finden war.

Neumayer (1904) beschreibt die Mesenterien beim erwachsenen *Ceratodus* in folgender Weise[2]):

An der Ventralseite des Darmkanales, „etwa der Mediane entlang, entspringt ein ventrales, etwa 1 cm hohes Mesenterialblatt; doch fixirt dasselbe den Darm an die Bauchwand nicht in Form einer continuirlichen Lamelle, sondern an zwei Stellen zeigen sich Lücken: eine grössere orale, etwa in der Gegend hinter dem Magen, und eine kleinere, caudale, unmittelbar vor dem After".

„Das ventrale Mesenterium ist eine ziemlich starke, am conservirten Objecte undurchsichtige Lamelle; das dorsale Mesenterium ist kurz und derb, der Darm liegt hier der Wirbelsäule dicht an."

---

1) In meiner Arbeit über die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis (1904) konnte ich diese Angaben nicht berücksichtigen, weil die betreffende Arbeit von Bluntschli noch nicht erschienen war.

2) Durch die Freundlichkeit des Herrn Geheimrath Fürbringer, mir die betreffende Abhandlung in Correctur zu senden, ist mir diese Arbeit vor ihrem Erscheinen bekannt geworden. Inzwischen ist sie in der vierten Lieferung des ersten Bandes der Zoolog. Forschungsreisen (Jena, 1904) erschienen.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse früherer Untersuchungen.

Die Mesenterien der Fische im Allgemeinen.

Die ausführlichsten Literaturangaben betreffs der mesenterialen Verhältnisse der Fische im Allgemeinen stammen von RATHKE her. Nach diesem Autor giebt es sowohl Fische mit, wie solche ohne Mesenterium.

Zu den letztgenannten, denen ein Mesenterium vollständig fehlt, rechnet RATHKE die Cyprinen, die Petromyzonten und die Syngnathen. Von diesen haben die Syngnathen im Embryonalstadium ein Mesenterium. Ob dasselbe auch mit den Cyprinen und Petromyzonten der Fall ist, findet RATHKE anfangs (1824) sehr unwahrscheinlich, später (1837) aber glaubhaft. Ob diese letzte Annahme richtig war oder nicht, konnte er indessen aus Mangel an solchen Embryonen nicht constatiren.

Die meisten Fische besitzen aber nach RATHKE dorsales Mesenterium, und zwar entweder

1) ein einfaches dorsales Mesenterium oder

2) zwei dorsale Mesenterien (ein Mesenterium für den Oesophagus + Magen und ein zweites Mesenterium für den Darm). Diese können entweder neben einander (das Gewöhnlichste!) oder (wie z. B. beim Heringgeschlechte) über einander liegen.

Einige von diesen Fischen haben nach RATHKE ausserdem in der caudalen Partie der Körperhöhle ein ventrales Mesenterium. Ein solches Mesenterium fand RATHKE bei fast allen Lachsfischen (mit Ausnahme der Stinte), bei den Heringen und beim Barsche. Ein Rudiment desselben Mesenteriums in Form einer mehr oder weniger hohen Peritonäalfalte an der ventralen Darmwand fand er ausserdem bei *Cobitis, Gasterosteus, Blennius, Silurus* und *Muraena.*

Die meisten Lehr- und Handbücher erwähnen nichts über die Existenz eines solchen ventralen Mesenteriums bei erwachsenen Fischen. Nur OWEN (1846) und HATCHETT JACKSON beschreiben ein solches bei *Muraena.* Bei *Salmo* ist indessen diese Beobachtung RATHKE's von HOWES (1890) und BÖHI (1904)[1] bestätigt worden. Ein ähnliches ventrales Mesenterium ist ausserdem bei allen Lungenfischen gefunden und beschrieben worden. Zuletzt ist hier zu erwähnen, dass BALFOUR und PARKER (1882) ein solches ventrales Mesenterium bei *Lepidosteus* beschreiben. Diese hervorragenden Autoren heben diese betreffende Bildung bei *Lepidosteus* als eine bei erwachsenen Thieren bisher beispiellose Merkwürdigkeit hervor. — Es fragt sich nun: ist die Beschreibung RATHKE's von einem Mesenterium ventrale beim Heringe und beim Barsche unrichtig, oder haben BALFOUR und PARKER *Lepidosteus* beschrieben, ohne vom Bau der allergewöhnlichsten anderen Fische Kenntniss genommen zu haben?

Mehr oder weniger grosse Defectbildungen scheinen fast regelmässig in den Mesenterien der Fische vorzukommen.

Die Mesenterien, die Leberform und die Pori abdominales der Lungenfische.

Ueber die Mesenterien von *Lepidosiren* haben HYRTL (1845) und EHLERS (1895) Beschreibungen gegeben, welche nur wenig mit einander übereinstimmen. HYRTL beschreibt drei Mesenterien: 1) ein craniales, rechtsseitiges Mesenterium („5 Zoll" lang); 2) ein caudales, linksseitiges Mesenterium und 3) ein caudales, dorsales Mesenterium. Das dorsale Mesenterium ist nach HYRTL im Querschnitte triangulär und enthält eine Arterie. Hinter dieser Arterie zeigt es eine Defectbildung. — EHLERS

1) Das Mesenterium ventrale der Lachse ist nach BÖHI (1904) kein primäres Mesenterium, sondern eine secundäre Bildung, durch Verwachsung der ventralen Darmfläche mit der Körperwand entstanden.

beschreibt bei demselben Thier 1) ein langes ventrales Mesenterium, welches im Querschnitt dreieckig ist, und 2) ein craniales, dorsales Mesenterium, das sehr kurz ist und bisweilen ganz fehlen kann. Ein caudales, dorsales Mesenterium wird nicht von EHLERS erwähnt. EHLERS führt die abweichende Beschreibung HYRTL's darauf zurück, dass HYRTL vielleicht ein beschädigtes Exemplar untersucht hatte; er lässt aber auch die Möglichkeit einer individuellen Variation der von den beiden Autoren untersuchten Exemplare offen. — Uebereinstimmend beschreiben dagegen HYRTL und EHLERS, dass die Leber nur caudalwärts von der grossen Gallenblase an ihrer medialen Seite von Peritonaeum bekleidet wird. Die übrigen Partien der Leberfläche fanden sie mit dem Vorderdarme und den Körperwänden durch grossblassiges Gewebe verbunden. Dieses Gewebe bildet nach HYRTL in der betreffenden Höhe einen Ersatz der Mesenterien und der Leberligamente.

Bei *Protopterus* giebt es nach OWEN (1840), AYERS (1885) und PARKER (1892) sowohl 1) ein dorsales Mesenterium wie 2) ein ventrales Mesenterium. Nach OWEN finden sich diese Mesenterien nur in den caudalen zwei Dritteln der Peritonäalhöhle, wo sie eine Art „Mediastinum" bilden. Nach AYERS findet man bei gewissen Exemplaren von *Protopterus* ein vollständiges Mesenterium dorsale. Im Allgemeinen soll aber dieses Mesenterium sowohl in der Pylorusgegend wie in dem Blasenbereich Defectbildungen zeigen. Auch das ventrale Mesenterium zeigt nach AYERS caudalwärts eine Defectbildung.

Nach OWEN ist die *Protopterus*-Leber einlappig, nach AYERS und PARKER dagegen zweilappig. Die Grenze der beiden Lappen wird nach AYERS von der Gallenblase, nach PARKER von einer schiefen Fissur der dorso-lateralen Leberfläche markirt. In dieser Fissur verläuft die Arteria coeliaco-mesenterica (PARKER). Die grosse Gallenblase liegt nach PARKER in dem linken Leberrande.

Nach GÜNTHER (1872) ist bei *Ceratodus* der ganze Darmkanal dorsalwärts (an der Lunge und an den Geschlechtsdrüsen) stark fixirt. Der Spiraldarm ist ausserdem durch ein starkes, sehnenähnliches Mesenterium ventrale mit der ventralen Bauchwand verbunden. In der Pelvisgegend ist das Mesenterium ventrale defect (GÜNTHER u. A.).

Die *Ceratodus*-Leber ist nach GÜNTHER, AYERS (1885), BLUNTSCHLI (1903) u. A. zweilappig. Der obere (craniale) Lappen, welcher ventralwärts vom Darme liegt, trägt in der Mitte die grosse Gallenblase. Durch eine schmale Brücke ist dieser Lappen mit dem lateralen (rechts vom Darme liegenden) Lappen verbunden. In diesem lateralen Lappen steigt die Vena cava inferior hinauf, kommt durch die interlobäre Brücke in den „Oberlappen" hinein und mündet von hier aus in den Sinus venosus communis (GÜNTHER). Die Arteria coeliaca, welche von der rechten Seite der Aorta ausgeht, windet sich um die erwähnte, interlobäre Leberbrücke herum und mündet in den Darm an derselben Stelle, wo die Vena portae ausgeht (GÜNTHER). Mit dem Darmkanal wird nach GÜNTHER die Leber nur durch die Porta hepatis und mit dem „Diaphragma" (= Septum pericardiaco-peritonaeale) nur durch die grossen Gefässe verbunden, welche das „Diaphragma" perforiren.

Bei *Ceratodus* öffnet sich nach GÜNTHER (1872), AYERS (1885) u. A. die Peritonäalhöhle nach aussen durch 2 Abdominalporen, deren Mündungen caudalwärts vom After liegen. — Bei *Protopterus* giebt es nach AYERS (1885) nur in seltenen Fällen 2 Pori abdominales, welche solchenfalls in die dorsale Kloakenwand münden und denen des *Ceratodus* homolog sind. Gewöhnlicherweise findet man aber bei *Protopterus* nur einen unpaaren Abdominalporus, welcher sich, je nachdem der After rechts oder links von der Mittellinie liegt, links oder rechts von dem After nach aussen öffnet (AYERS, 1885, PARKER, 1892, WIEDERSHEIM, 1902). Schon OWEN (1840) beschreibt bei *Protopterus* einen unpaaren Abdominalporus, durch welchen die Bauchhöhle unmittelbar cranialwärts vom After nach aussen münden sollte. Nach PARKER

(1892) und WIEDERSHEIM (1902) führt indessen die betreffende Oeffnung nur in einen cranialwärts blind geschlossenen Kanal hinein, welcher also mit der Bauchhöhle nicht communicirt.

Nach CARUS (1868—1875) soll auch *Lepidosiren* einen unpaaren, vor dem After gelegenen Abdominalporus besitzen (l. c. p. 504). HYRTL (1845) erwähnt indessen nichts von einer solchen Bildung, und EHLERS (1895) konnte bei diesem Thier keine Spur von einem Abdominalporus finden.

Eigene Untersuchungen.

Meine eigenen Untersuchungen sind hauptsächlich an dem von Herrn Professor R. SEMON nach Europa gebrachten Embryonalmateriale des *Ceratodus forsteri* ausgeführt worden. Speciell um die Mesenterialrecesse, welche — wie ich im voraus vermuthete — auch bei den Dipnoern zu finden sein würden, bei *Ceratodus* zu studiren, habe ich nämlich im Jahre 1903 eine Reise nach München vorgenommen, wo ich durch das freundliche Entgegenkommen des Herrn Professor SEMON Gelegenheit bekam, nicht nur ein erwachsenes Exemplar von diesem Thier, sondern auch alle die Schnittserien zu untersuchen, welche Herr Professor SEMON für seine „Normentafel" (1901) und andere Arbeiten hergestellt hatte. Das Resultat dieser Untersuchung, welche nach einer Woche durch Krankheit abgebrochen wurde, habe ich in meiner Arbeit „Die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Recessbildungen bei den Wirbelthieren" (Wiesbaden 1904) vorläufig mitgetheilt (l. c. p. 541—547).

Für die vorliegende, erweiterte Untersuchung hatte Herr Professor SEMON die Freundlichkeit, mir das erwähnte *Ceratodus*-Material hier in Upsala noch 5 Wochen zur Verfügung zu stellen. Durch Vermittelung vom Herrn Geheimrath M. FÜRBRINGER habe ich noch 2 erwachsene Exemplare aus den SEMONschen Sammlungen hier in Upsala zur Untersuchung gehabt.

Herr Professor ERIK MÜLLER hat mir freundlichst zu comparativen Studien Gelegenheit gegeben, indem er mir nicht nur 2 erwachsene, besonders gut conservirte Exemplare von *Ceratodus*, sondern auch je ein Exemplar von *Lepidosiren paradoxa* und *Protopterus annectens* zur Verfügung stellte.

Ausserdem habe ich *Lepidosteus osseus* L. und einige Teleostier (*Clupea harengus* L., *Salmo salar* L., *Perca fluviatilis* L., *Muraena anguilla* L., *Esox lucius* L., *Abramis brama* L., *Leuciscus rutilus* L., *Leuciscus erythrophthalmus* L., *Lota vulgaris* C., *Lucioperca sandra* C., *Platessa vulgaris* C. und *Cobitis fossilis* L.) betreffs der Existenz eines Mesenterium ventrale makroskopisch untersucht.

Um mich über die Frage, ob es Fische giebt, denen ein Mesenterium ursprünglich ganz fehlt, äussern zu können, habe ich ausserdem einige Embryonen von *Cyprinus carpio* L., welche ich Herrn Dr. L. NEUMAYER verdanke, mikrotomirt.

Im Allgemeinen habe ich mich darauf beschränken können, das embryonale Material von *Ceratodus* auf den Schnitten zu studiren. Von einigen Stadien habe ich indessen ausserdem mit Hülfe der BORN'schen Plattenmodellirmethode Reconstructionsmodelle hergestellt, welche verschiedene Entwickelungsstadien der Mesenterialrecesse illustriren und die Formentwickelung der Leber plastisch darstellen.

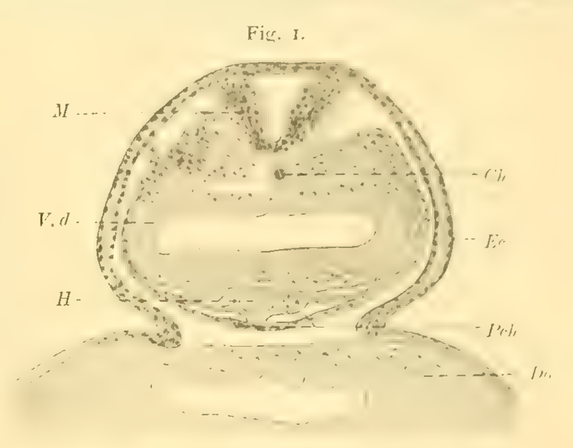
Ich gehe jetzt zunächst zu einer Beschreibung der uns hier interessirenden Embryonalstadien des *Ceratodus* über.

Stadienbeschreibung.

Ceratodus-Embryo I (Stadium 30 von SEMON, 1901).

In der Kopfgegend, und zwar unmittelbar cranialwärts von der Gehörbläschenhöhe, finde ich bei diesem Embryo, ventralwärts vom Vorderdarm, die erste Anlage des definitiven Cöloms in Form von zwei

Spalten zwischen Somato- und Splanchnopleura (Textfig. 1 *Pch*). Diese spaltenförmigen Höhlen, welche in cranio-caudaler Richtung eine Ausdehnung von etwa 0,15 mm besitzen, sind in der Medianebene überall durch eine relativ breite Mesodermalmasse von einander getrennt. Sie repräsentiren, wie ein Vergleich mit älteren Stadien zeigt, die paarige Anlage der Pericardialhöhle. Die noch paarige Herzanlage (Texfig. 1 *H*) ist nur undeutlich zwischen diesen Höhlen und dem Vorderdarm zu erkennen.



In diesem Stadium besitzt der *Ceratodus*-Embryo, wie wir durch SEMON (1901) wissen, 28 metotische Urwirbel. In der Gegend des 5. und 6. metotischen Myotoms fand SEMON eine deutliche Vornierenanlage „als einen soliden Wulst (vergl. SEMON, 1901, Fig N *vw*) des parietalen Mesoblasts zwischen Somiten und Seitenplatten". „Weder jener Wulst noch auch die Seitenplatten besitzen in diesem Stadium ein Lumen." Dagegen ist das Lumen des Myotoms noch erhalten (SEMON).

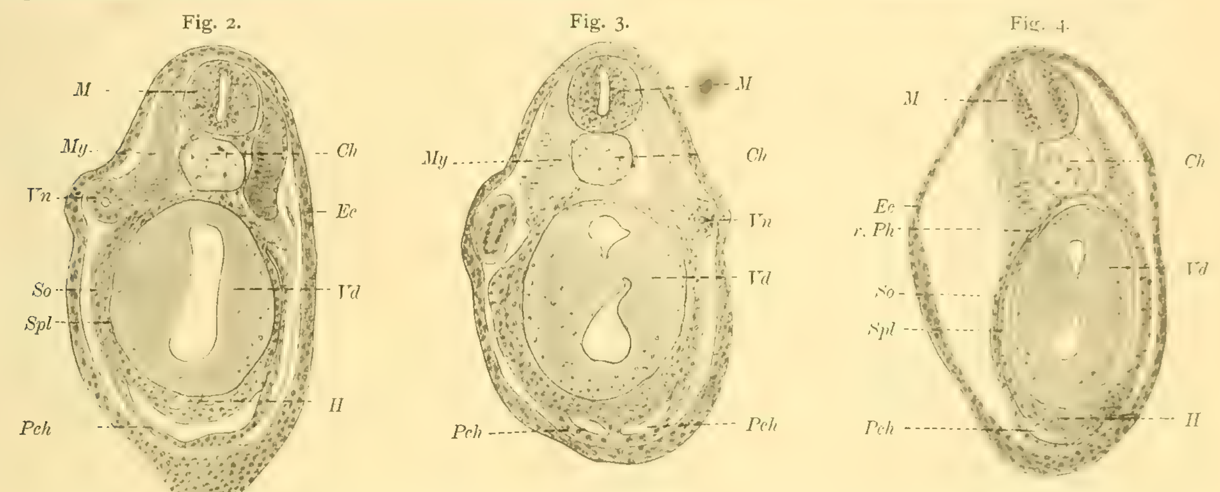


Fig. 1. Querschnitt durch den cranialen Abschnitt eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 30. 50 : 1.
Fig. 2 und 3. Querschnitte in der Höhe der mittleren (Fig. 2) und caudalen (Fig. 3) Herzpartie eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 34. 50 : 1.
Fig. 4. Aehnlicher Querschnitt eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 37. 50 : 1.
Ch Chorda dorsalis, *Do* Dotter, *Ec* Ektoderm, *H* Herzanlage, *M* Medullarrohr, *My* Myotom, *Pch* Pericardialhöhle, *r. Ph* rechte Peritonäalhöhle, *So* Somatopleura, *Spl* Splanchnopleura, *Vd* Vorderdarm, *Vn* Vorniere.

Ceratodus-Embryo II (Stadium 32 von SEMON, 1901).

Die primitiven Pericardialhöhlen haben dasselbe Aussehen wie bei Embryo I. Wie SEMON (1901) beschrieben hat, ist jetzt auf der Höhe des 5. und des 6. Myotoms in dem Vornierenwulst ein Lumen sichtbar (vergl. SEMON, 1901, Fig. O). Der Wulst baut sich jetzt „aus zwei segmentalen Abschnitten" auf; „jedes dieser Segmente mündet mit einem Trichter in die unsegmentirte Leibeshöhle, deren Blätter in diesen Stadien [1]) noch fest auf einander gepresst erscheinen" (SEMON). Zu dieser Zeit verlieren nach SEMON die Myotome ihre Lumina.

Ceratodus-Embryo III (Stadium 34 von SEMON, 1901).

Die früher paarigen Pericardialhöhlen sind jetzt in der Medianebene mit einander verschmolzen (Textfig. 2); nur caudalwärts ist die mediane Scheidewand in einer Ausdehnung von 40 μ noch erhalten

1) Stadien 31 und 32.

(Textfig. 3). Die Länge der Pericardialhöhle in cranio-caudaler Richtung beträgt etwa 0,24 mm. Auf dem Querschnitt sichelförmig (Textfig. 2 *Pch*), isolirt diese Höhle die jetzt unpaare [1]), aber noch sehr schwach entwickelte Herzanlage nicht nur von den ventralen, sondern auch von den lateralen Körperwänden. Mit der ventralen Vorderdarmwand ist die Herzanlage dagegen noch breit verbunden.

In derselben Höhe, wo die caudale Hälfte der Pericardialhöhle ventralwärts zu sehen ist, fangen auch dorsalwärts zu jeder Seite (an den Stellen, wo die Vornierentrichter münden), die Somato- und Splanchnopleura an, sich von einander zu trennen (Textfig. 2).

Die hierdurch entstandenen, noch sehr kleinen Höhlen können als die ersten Anlagen der Peritonäalhöhle betrachtet werden. Sie communiciren noch weder unter sich noch mit der Pericardialhöhle.

Ceratodus-Embryo IV (Stadium 37 von SEMON, 1901).

Die Herzanlage hat sich merkbar vergrössert und buchtet jetzt stärker ventralwärts vor. Dagegen hat sich die Pericardialhöhle nicht nennenswerth vergrössert. Sie ist bei diesem Embryo cranialwärts an einem Paar Schnitten noch doppelt.

Die primitiven Peritonäalhöhlen haben sich nur wenig vergrössert. Sie communiciren noch nicht mit der Pericardialhöhle. In Textfig. 4 sehen wir die caudale Partie der Pericardialhöhle und das craniale Ende der rechten Pleurahöhle auf einmal von dem Mikrotommesser getroffen. Zwischen diesen Höhlen sieht man die Somato- und Splanchnopleura, mit einander intim verbunden. Man hätte sich nun denken können, dass diese Blätter in der That auch hier eine Cavität umfassen, welche auf den Querschnittspräparaten vielleicht nur dadurch unsichtbar wird, dass sie stark gegen einander gepresst liegen. Solchenfalls würden die Pericardialhöhle und die beiden primitiven Peritonäalhöhlen von Anfang an mit einander communicirt haben. Dass es sich aber aller Wahrscheinlichkeit nach nicht so verhält, geht meiner Meinung nach eben aus dieser Schnittserie hervor. Denn auf allen hier in Betracht kommenden Schnitten ist das Ektoderm der rechten Körperwand stark nach rechts hin dislocirt. Dass trotzdem die Somatopleura auf keinem Schnitt dem Ektoderm in der Dislocation gefolgt ist, spricht meiner Meinung nach mit grosser Bestimmtheit dafür, dass die Somato- und Splanchnopleura an dieser Stelle noch kein Lumen umfassen und dass eine primäre Verbindung zwischen Pericardial- und Pleurahöhlen fehlt.

Ceratodus-Embryo V (Stadium 38 von SEMON, 1901).

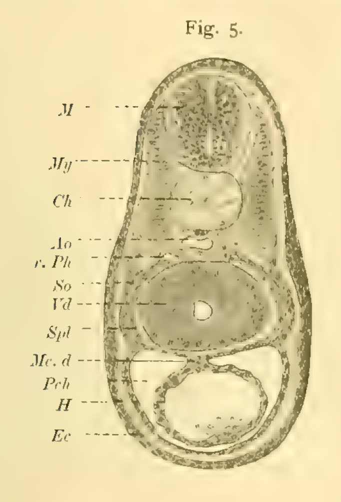
Das Herz hat sich seit dem vorigen Stadium beträchtlich vergrössert. Auch die jetzt vollkommen unpaare Pericardialhöhle ist bedeutend grösser geworden. Sie hat in cranio-caudaler Richtung eine Länge von 0,6 mm. Sowohl cranial- wie caudalwärts hat die Pericardialhöhle noch auf dem Querschnitt etwa dasselbe Aussehen wie bei Embryo IV, d. h. die Herzanlage ist hier noch mit der ventralen Vorderdarmwand breit verbunden. Anders verhält sich dagegen jetzt die mittlere Partie des Herzens. Diese ist nämlich durch zwei medialwärts eingedrungene Pericardialrecesse von der ventralen Vorderdarmwand grösstentheils isolirt worden (Textfig. 5). Nur ein dünnes Mesocardium dorsale (Textfig. 5 *Mc. d*) fixirt hier noch die Herzanlage an der Vorderdarmwand.

In der Höhe der mittleren Partie der Pericardialhöhle sind die cranialen Spitzen der beiden Peritonäalhöhlen zu sehen. Diese Höhlen, welche — wie SEMON (1901) beschrieben hat — „im Gebiet der Vorniere [2]) in der dorsalen Region" zu finden sind, haben jetzt eine Länge von etwa 0,9 mm. Sie haben

1) Die unpaare Herzanlage tritt nach SEMON (1901) schon im Stadium 33 auf.

2) Nach SEMON (1901) ist die Vorniere bei *Ceratodus* immer auf einen Bereich beschränkt, der cranialwärts von der 1. Rippe liegt und „secundär in den Schädelbereich einbezogen wird".

sich sowohl dorso-medialwärts wie auch ventralwärts ausgedehnt (vergl. Textfig. 2 und 6). Mit der Pericardialhöhle haben sie indessen noch keine Communication. Zwar setzen sich die jede Peritonäalhöhle begrenzenden beiden Blätter der Seitenplatte in diejenigen, welche die Pericardialhöhle umgeben, direct fort; und auch dort, wo die Somato- und Splanchnopleura eng an einander liegen, ist die Grenze zwischen ihnen



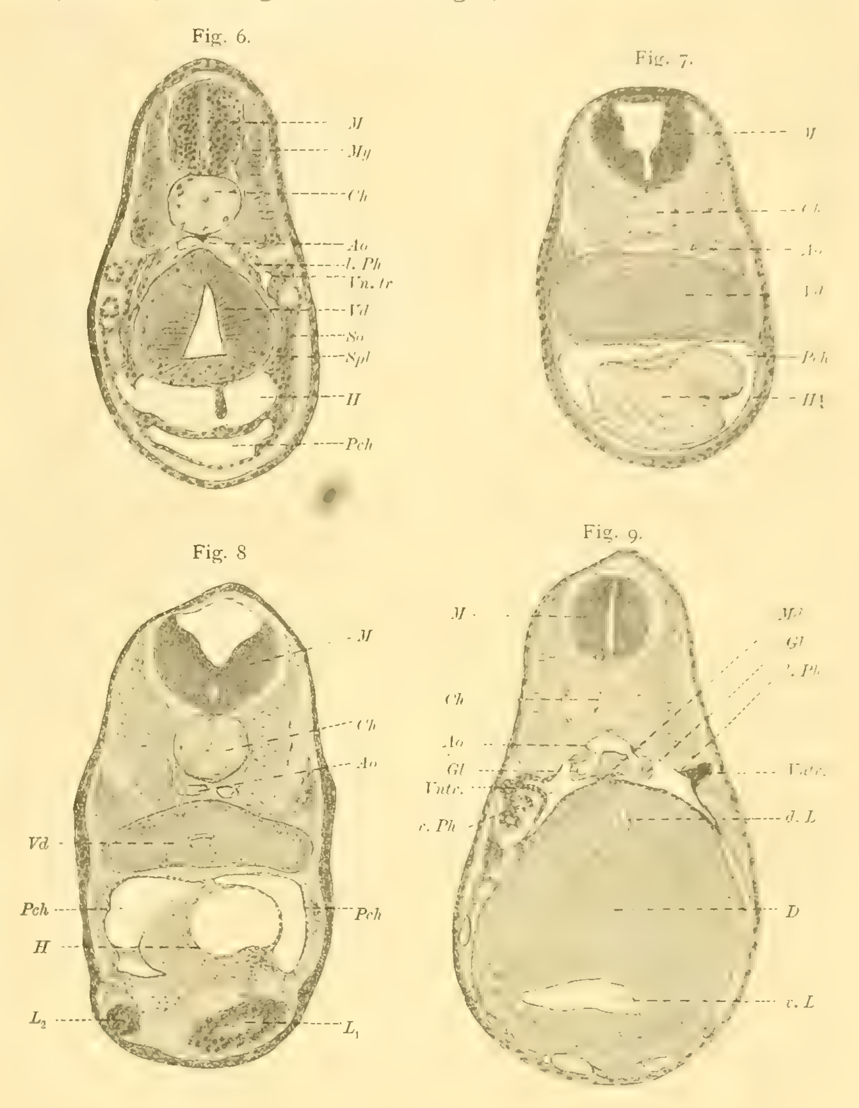


Fig. 5 und 6. Querschnitte in der Höhe der mittleren (Fig. 5) und caudalen (Fig. 6) Herzpartie eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 38. 50 : 1.

Fig. 7. Querschnitt in der Höhe der mittleren Herzpartie eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 40. 50 : 1.

Fig. 8 und 9. Querschnitte von einem *Ceratodus*-Embryo des Stadiums 41; Fig. 8 in der Höhe des caudalen Herzendes, Fig. 9 einige Schnitte weiter caudalwärts. 50 : 1.

Ao Aorta, *Ch* Chorda dorsalis, *D* Darm, *d. L* dorsales, *v. L* ventrales Lumen desselben, *Ec* Ektoderm, *Gl* Vornierenglomerulus, *H* Herz, L_1, L_2 Leberanlage, *M* Medullarrohr, *Mcd* Mesocardium dorsale, *Md* Mesenterium dorsale, *My* Myotom, *Ph* Peritonäalhöhle (*l. Ph* linke, *r. Ph* rechte Peritonäalhöhle), *Pch* Pericardialhöhle, *So* Somatopleura, *Spl* Splanchnopleura, *Vd* Vorderdarm, *Vntr.* Vornierentrichter.

immer deutlich zu erkennen (Textfig. 5 u. 6). Man könnte also hier von einem „latenten" Cölom (im Sinne von Böhi, 1904) sprechen, welches jederseits die Pericardialhöhle mit der betreffenden Peritonäalhöhle in Verbindung setzte.

Meiner Meinung nach handelt es sich aber hier nicht um ein wahres Cölom, dessen Wände stark an einander gepresst liegen. Bei stärkerer Vergrösserung sieht man nämlich deutlich, dass an der betreffenden Stelle die Zellen der Somatopleura mit denen der Splanchnopleura direct verbunden sind. Uebrigens deutet schon die Form der Pericardialhöhle an den Grenzen der „latenten Cölome" (Textfig. 5) stark darauf hin, dass dem „latenten Cölom" ein Lumen vollständig fehlt. — Eine wahre Communication zwischen den Peritonäalhöhlen und der Pericardialhöhle existirt also noch nicht.

Ceratodus-Embryonen VI und **VII** (Stadium $39^1/_2$ von SEMON, 1901).

Zeigen ähnliche Verhältnisse wie Embryo V.

Ceratodus-Embryo VIII (Stadium 40 von SEMON, 1901).

Die mittlere Partie des Mesocardium dorsale ist jetzt in einer Ausdehnung von 80 μ vollständig verschwunden. Auf den betreffenden Querschnitten (Textfig. 7) ist also die Herzanlage von der Pericardialhöhlenwand allseitig frei. — Diese Defectbildung im dorsalen Mesocardium hängt wohl davon ab, dass — wie SEMON (1901) beschrieben hat — die mittlere Partie der früher fast geraden Herzanlage sich zu dieser Zeit als Ventrikelanlage schärfer absetzt und gleichzeitig eine mehr ventrale Lage annimmt.

Die Pericardialhöhle hat in cranio-caudaler Richtung nur eine Länge von 0,46 mm. Mit den Peritonäalhöhlen hat sie noch keine Communication.

Wie SEMON (1901) beschrieben hat, entsteht in diesem Stadium die erste Anlage der Leber als eine „unpaare cranialwärts gerichtete Hervorwölbung“ der ventralen Darmwand. Dieses Leberdivertikel liegt wie SEMON's (1901) Fig. J zeigt, unmittelbar caudalwärts von der caudalen Herzpartie, mit welcher es intim verbunden ist.

Die Peritonäalhöhlen, deren craniale Spitzen etwa in derselben Höhe wie das caudale Ende der Pericardialhöhle liegen, haben sich nicht nennenswerth verändert.

Ceratodus-Embryo IX (Stadium 41 von SEMON, 1901).

Die Pericardialhöhle hat in cranio-caudaler Richtung eine Länge von 0,5 mm. Die cranialen zwei Fünftel der Herzanlage sind noch durch ein Mesocardium dorsale an der Vorderdarmwand fixirt; die danach folgenden zwei Fünftel derselben sind dagegen im Querschnitte allseitig frei. Das caudale Fünftel des Herzens ist wiederum fixirt, und zwar nicht nur durch ein dorsales Mesocardium, sondern auch durch ein ventrales. Dieses befestigt das Herz an der in der ventralen Körperwand sich entwickelnden Leberanlage[1]) (Textfig. 8). — Caudalwärts ist die Pericardialhöhle — mit anderen Worten — wieder paarig geworden.

5 Schnitte (à 20 μ) caudalwärts vom caudalen Ende der Pericardialhöhle liegen die cranialen Spitzen der beiden Peritonäalhöhlen. Diese Höhlen, welche fortwährend auf die Vornierengegend beschränkt sind, haben sich in cranio-caudaler Richtung nicht vergrössert; dagegen sind sie, und zwar besonders in der Höhe der Vornierentrichter (wie Textfig. 9 zeigt), recht viel weiter geworden. Das dorsale Mesenterium ist gleichzeitig dünner geworden.

Die schon im Stadium 38 erkennbare Anlage des Vornierenglomerulus ist jetzt deutlich vom eigentlichen dorsalen Mesenterium abgegrenzt (Textfig. 9).

Ceratodus-Embryo X (Stadium 42 von SEMON, 1901).

Die Pericardialhöhle, das Herz und die Befestigungen desselben zeigen ähnliche Verhältnisse wie beim vorigen Stadium. Die cranialen Spitzen der beiden Peritonäalhöhlen liegen in derselben Höhe wie das caudale Ende der Pericardialhöhle, haben aber mit dieser noch keine Communication.

Die beiden Peritonäalhöhlen haben (in cranio-caudaler Richtung) eine Länge von etwa 0,7 mm. Seit dem vorigen Stadium haben sie sich nicht nennenswerth verändert.

In diesem Stadium ist die erste Anlage des Pankreas zu erkennen (SEMON, 1901).

Ceratodus-Embryonen XI, XII, XIII und XIV (Stadium 43 von SEMON, 1901).

Zeigen keine nennenswerthen Veränderungen.

1) Die Leberanlage ist auf diesem Stadium von 2 Schläuchen repräsentirt, welche durch die Verzweigung des früher einfachen Leberdivertikels entstanden sind (SEMON, 1901).

Ceratodus-Embryo XV (Stadium $43^3/_4$ von SEMON).

Die Pericardialhöhle hat in cranio-caudaler Richtung eine Ausdehnung von 0,45 mm. Das craniale Viertel des Herzens ist durch ein Mesocardium dorsale an der ventralen Vorderdarmwand befestigt; die mittleren zwei Viertel des Herzens sind allseitig frei; das caudale Viertel desselben ist sowohl dorsalwärts (an der ventralen Vorderdarmwand) wie ventralwärts (an der cranio-dorsalen Leberfläche) fixirt.

Die Leberanlage hat sich recht bedeutend weiter entwickelt. Sie hat jetzt die Form einer breiten, transversalen Scheibe, welche ventral- und lateralwärts mit den betreffenden Körperwänden, cranialwärts mit der Herzanlage, caudal- und dorsalwärts mit dem Digestionskanal intim verbunden ist. An der rechten Seite des Darmes setzt sich diese transversale Leberplatte ein Stückchen (etwa 0,08 mm) caudalwärts fort. Diese caudale, rechte Leberpartie streckt sich caudalwärts in das Gebiet der rechten Peritonäalhöhle hinein und wird durch diese von der lateralen Körperwand theilweise isolirt (vergl. Textfig. 10 u. 11). Die mediale Fläche derselben Leberpartie ist jetzt auch vom Darme theilweise isolirt worden, und zwar durch einen neugebildeten Recessus der rechten Peritonäalhöhle (vergl. Textfig. 10 u. 11 *R. h-ms-e*). Dieser Recess, welcher cranialwärts blind endigt und sich caudalwärts in die rechte Peritonäalhöhle öffnet, ist noch nur sehr kurz. Er isolirt nicht nur die erwähnte Leberpartie, sondern weiter dorsalwärts auch eine Mesenterialfalte (Textfig. 11 u. 12 *P. msg*) vom Darme. Ich habe ihm darum den Namen Recessus hepato-mesenterico-entericus gegeben (BROMAN, 1904). Die erwähnte Mesenterialfalte habe ich Plica mesogastrica genannt.

Mit der Pericardialhöhle haben die beiden Peritonäalhöhlen noch keine Communication. Fortwährend sind sie nur dorsalwärts im Bereiche der Vorniere entwickelt.

Ceratodus-Embryonen XVI, XVII, XVIII, XIX und XX (Stadium 44 von SEMON).

(Die Embryonen XVI—XVIII sind quer, Embryo XIX frontal und Embryo XX sagittal geschnitten.)

Die Pericardialhöhle hat in cranio-caudaler Richtung eine Länge von etwa 0,5 mm. Die cranialste, etwa 0,18 mm lange Partie der Herzanlage (= Truncus arteriosus) ist dorsalwärts (mit der ventralen Vorderdarmwand) breit verbunden. Die mittlere, 0,14 mm lange Partie des Herzens ist allseitig frei; die danach folgende, 0,18 mm lange caudale Partie ist ventralwärts mit der Leber breit verbunden. Nur im caudalsten Theil (0,06 mm lang) ist diese caudale Herzpartie ausserdem auch dorsalwärts mit der ventralen Vorderdarmwand verbunden. — Die paarigen Blindtaschen der Pericardialhöhle, welche caudalwärts zu jeder Seite des Herzens liegen, sind also kürzer geworden, und zwar dadurch, dass die Zerstörung des dorsalen Mesocardium caudalwärts weiter fortgeschritten ist.

Die caudalen Enden der beiden Pericardialblindtaschen liegen etwa in derselben Höhe wie die cranialen Enden der beiden Peritonäalhöhlen, communiciren aber noch nicht mit diesen. Hervorzuheben ist indessen, dass die Entfernung zwischen den Peritonäalhöhlen und der Pericardialhöhle merkbar kürzer geworden ist.

Die beiden Peritonäalhöhlen haben eine Länge von etwa 0,9 mm. Sie sind fortwährend nur dorsalwärts vom Darme zu sehen. Ihre cranialen Spitzen liegen etwa in derselben Höhe wie das craniale Ende des Vornierenglomerulus; die Hauptpartien der Peritonäalhöhlen sind auf den Bereich des Vornierenglomerulus beschränkt, und nur caudalwärts wird von den Höhlen dieser Bereich ein wenig überschritten.

Von der rechten Peritonäalhöhle geht, wie ich schon früher beschrieben habe (vergl. BROMAN, 1904) ein 45 μ langer Recessus hepato-mesenterico-entericus aus. Dieser Recess, welcher cranialwärts blind endigt (Textfig. 10), öffnet sich caudalwärts zwischen der Leber und der vom Mesenterium gebildeten Plica mesogastrica (Textfig. 11). Die den Hiatus recessus hepato-mesenterico-enterici dorsalwärts be-

grenzende Partie dieser Plica hat eine Länge von 0,12 mm. Weder Lebersubstanz noch eine Vena-cava-Anlage ist noch in dieser Plica zu erkennen.

Die Leberplatte hat sich besonders ventralwärts verdickt (Textfig. 29 *L*). Sie ist sowohl ventral- und lateralwärts (Textfig. 29 und 31) mit den Körperwänden wie auch dorso-caudalwärts mit dem Darme

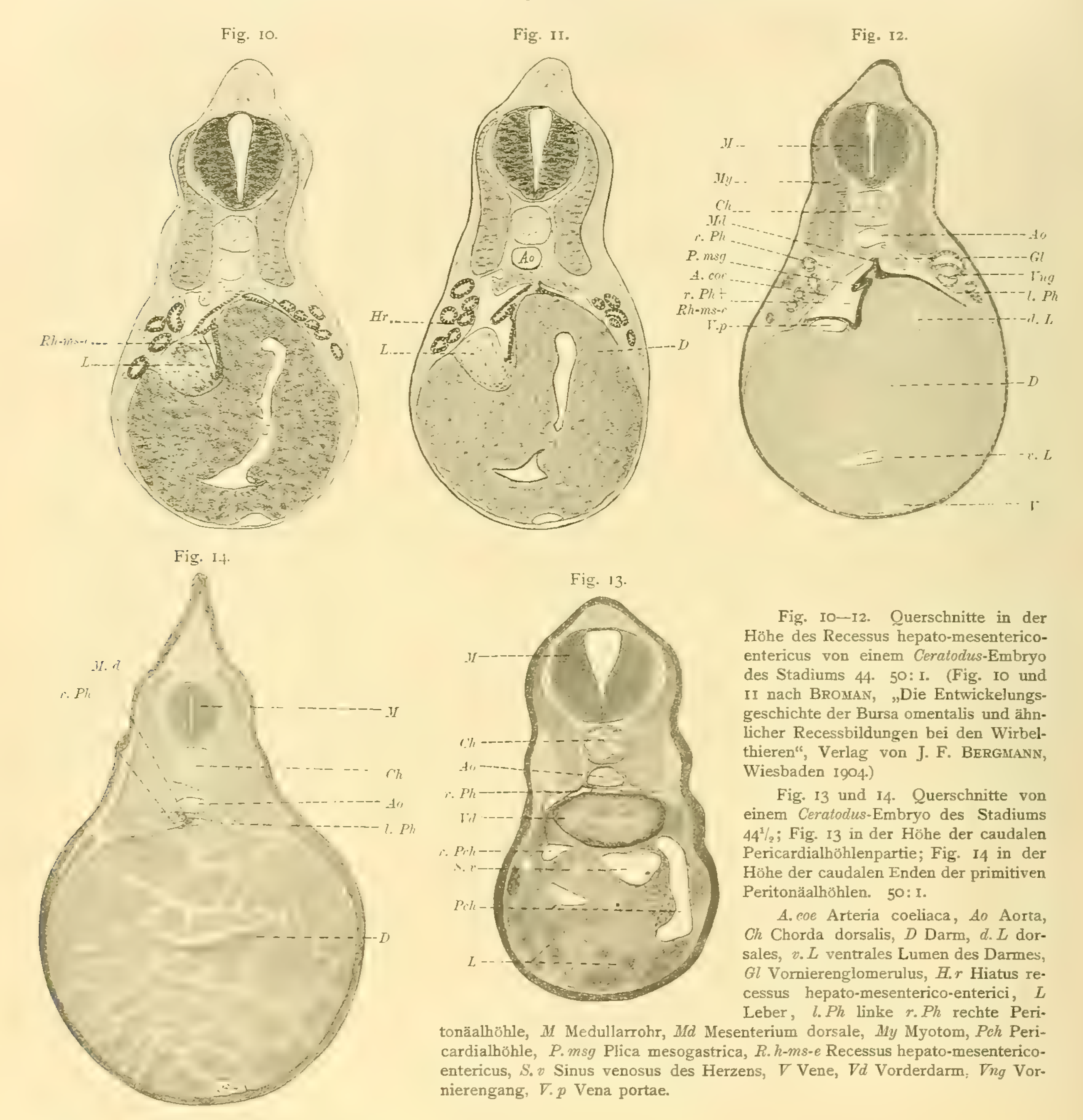


Fig. 10—12. Querschnitte in der Höhe des Recessus hepato-mesenterico-entericus von einem *Ceratodus*-Embryo des Stadiums 44. 50:1. (Fig. 10 und 11 nach Broman, „Die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Recessbildungen bei den Wirbelthieren", Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden 1904.)

Fig. 13 und 14. Querschnitte von einem *Ceratodus*-Embryo des Stadiums $44^1/_2$; Fig. 13 in der Höhe der caudalen Pericardialhöhlenpartie; Fig. 14 in der Höhe der caudalen Enden der primitiven Peritonäalhöhlen. 50:1.

A. coe Arteria coeliaca, *Ao* Aorta, *Ch* Chorda dorsalis, *D* Darm, *d. L* dorsales, *v. L* ventrales Lumen des Darmes, *Gl* Vornierenglomerulus, *H. r* Hiatus recessus hepato-mesenterico-enterici, *L* Leber, *l. Ph* linke *r. Ph* rechte Peritonäalhöhle, *M* Medullarrohr, *Md* Mesenterium dorsale, *My* Myotom, *Pch* Pericardialhöhle, *P. msg* Plica mesogastrica, *R. h-ms-e* Recessus hepato-mesenterico-entericus, *S. v* Sinus venosus des Herzens, *V* Vene, *Vd* Vorderdarm, *Vng* Vornierengang, *V. p* Vena portae.

intim verbunden. Nur die kurze, caudale, zapfenförmige Fortsetzung der Leberanlage streckt sich in den Bereich der rechten Peritonäalhöhle hinein und wird von dieser und dem Recessus hepato-mesenterico-entericus von der lateralen Körperwand bezw. vom Darme theilweise isolirt (Textfig. 10 und 11).

Unmittelbar caudalwärts von der Leberanlage ist an der rechten Seite die Anlage der Arteria coeliaca zu erkennen. Dieses Gefäss gelangt durch den rechten Vornierenglomerulus zur rechten Körperwand und zu der hiermit verbundenen Partie des Darmes (Textfig. 12 *A. coe*).

Ceratodus-Embryo XXI (Stadium $44^1/_2$ von SEMON).

Die Pericardialhöhle hat nur eine Länge von 0,4 mm. Das Herz ist grösstentheils im Querschnitte allseitig frei. Die cranialste Partie (etwa 0,08 mm lang) ist jedoch fortwährend dorsalwärts und die caudalste Partie desselben (etwa 0,06—0,08 mm lang) sowohl dorsalwärts (an der ventralen Vorderdarmwand) wie ventralwärts (an der Leber) breit angeheftet.

Die paarigen caudalen Spitzen der Pericardialhöhle liegen fortwährend in derselben Höhe wie die cranialen Enden der beiden Peritonäalhöhlen, ohne jedoch mit diesen zu communiciren (Fig. 13). Die paarigen Peritonäalhöhlen haben je eine Länge von 0,7 mm. Sie sind fortwährend nur in der Region des Vornierenglomerulus zu erkennen und liegen ausschliesslich dorsalwärts vom Darme (Fig. 14 *r. Ph, l. Ph*).

Der Recessus hepato-mesenterico-entericus, die Plia mesogastrica, die Leber und die Arteria coeliaca zeigen ähnliche Verhältnisse wie in Stadium 44.

Ceratodus-Embryonen XXII und XXIII (Stadium 45 von SEMON).

(Der Embryo XXII ist quer, der Embryo XXIII sagittal geschnitten.)

Die Pericardialhöhle hat sich caudalwärts stark vergrössert (vergl. Textfig. 29 und 30, *Pch*). Hierdurch ist die Leber nicht nur von der ventralen, sondern auch grösstentheils von den lateralen Körperwänden frei gemacht worden. Die caudale Herzpartie ist fortwährend mit der dorso-cranialen Leberfläche intim verbunden. Die caudale Partie des venösen Herztheils ist ausserdem zu jeder Seite durch einen Ductus Cuvieri an der lateralen Körperwand fixirt. Die unmittelbar caudalwärts von diesen Gefässstämmen gelegenen Partien der lateralen Leberflächen sind ebenfalls mit den lateralen Körperwänden eng verbunden. Caudalwärts von diesen lateralen Herz-Leber-Ligamenten verbindet sich jetzt die ventrale Partie der unpaaren Pericardialhöhle mit den beiden früher getrennten Peritonäalhöhlen. Auch die dorsalwärts von den erwähnten Ligamenten (Meso-hepato-cardia lateralia) gelegene Partie der Pericardialhöhle ist jetzt mit den beiden Peritonäalhöhlen direct verbunden. Die letztgenannten Communicationsöffnungen liegen etwas weiter cranial als die erstgenannten; zu bemerken ist aber, dass sie etwas caudalwärts (0,2 mm auf der linken Seite) von den cranialen Enden der ursprünglichen Peritonäalhöhlen liegen. Die unmittelbar cranialwärts von diesen cranialen Communicationsöffnungen liegende Darmpartie ist also nicht nur ventralwärts mit der Leber und dorsalwärts mit der dorsalen Körperwand durch Mesenterien verbunden, sondern hat auch an jeder Seite ein Mesenterium laterale (Textfig. 15 und 16 *M. l*).

Der Recessus hepato-mesenterico-entericus hat eine Länge von etwa 0,18 mm. Der craniale Theil der Plica mesogastrica, welcher die auf dem Querschnitte allseitig geschlossene Partie des Recesses begrenzt, ist jetzt theilweise von Lebersubstanz gefüllt. Die Anlage der Vena cava ist auch jetzt in der cranialen Partie dieser Falte deutlich zu erkennen. Der caudale Theil der Plica mesogastrica, welcher den Hiatus recessus hepato-mesenterico-enterici dorsalwärts begrenzt, verliert sich caudalwärts allmählich in das dorsale Hauptmesenterium. Dieser Theil der Falte zeigt noch keine Spur von Lebersubstanz; eine Vena-cava-Anlage ist in ihm nur sehr schwach angedeutet. — Die Anlage der Arterica coeliaca (Textfig. 15 *A. coe*) verbindet die rechte Körperwand mit dem Darme und bildet die caudale Grenze der caudalen Communicationsöffnung der Pericardialhöhle mit der rechten Peritonäalhöhle.

Caudalwärts von den caudalen Communicationsöffnungen mit der Pericardialhöhle sind die beiden ursprünglichen Peritonäalhöhlen fortwährend von einander getrennt und nur dorsalwärts vom Darme zu sehen. Sie hören caudalwärts etwa in der Höhe des caudalen Glomerulusendes auf.

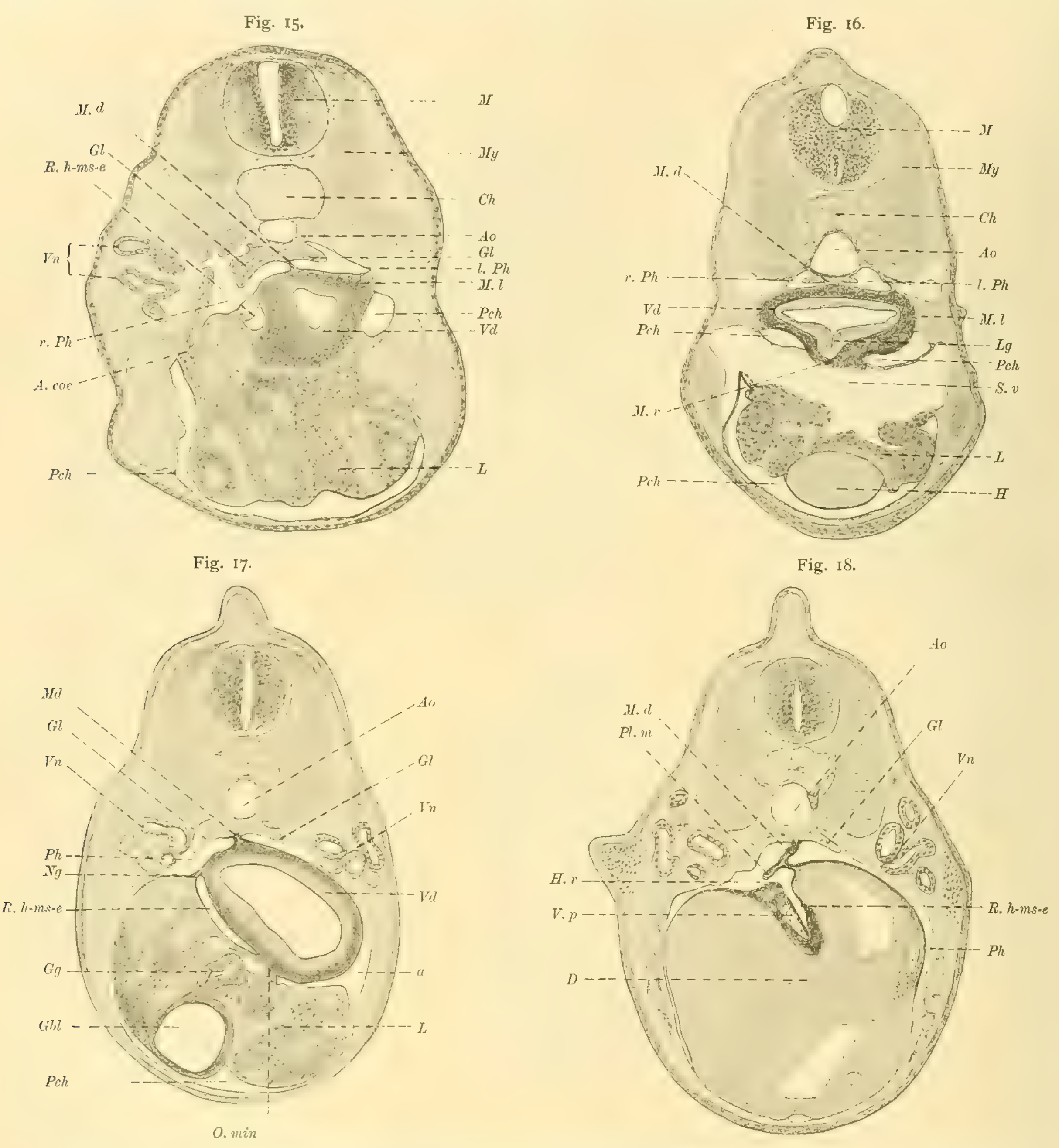


Fig. 15. Querschnitt (etwas schief gefallen) eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 45. 50 : 1.

Fig. 16—18. Querschnitte eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium $45^1/_4$; Fig. 16 in der Höhe der Lungenanlage (*Lg*); Fig. 17 in der Höhe der mittleren Leberpartie und Fig. 18 unmittelbar caudalwärts von der Leber. 50 : 1.

A. coe Arteria coeliaca, *Ao* Aorta, *Ch* Chorda dorsalis, *D* Darm, *H. r* Hiatus recessus hepato-mesenterico-enterici, *Gbl* Gallenblase, *Gg* Gallengang, *Gl* Vornierenglomerulus, *H* Herz, *L* Leber, *Lg* Lunge, *M* Medullarrohr, *M. d* Mesenterium dorsale, *M. l* Mesenterium laterale, *My* Myotom, *M. v* Mesenterium ventrale, *Ng* Nebengekröse, *O. min* Omentum minus, *Pch* Pericardialhöhle, *Ph* Peritonäalhöhle, *Pl. m* Plica mesogastrica, *R. h-ms-e* Recessus hepato-mesenterico-entericus, *S. v* Sinus venosus, *Vd* Vorderdarm, *Vn* Vorniere, *V. p* Vena portae.

Ceratodus-Embryo XXIV (Stadium $45^1/_4$ von Semon).

Cranialwärts ist das Herz durch den Conus arteriosus, caudalwärts (Textfig. 16) durch ein kurzes Mesocardium dorsale und die beiden Ductus Cuvieri (Mesocardia lateralia) fixirt. Ausserdem ist sowohl Kammer- wie Vorhofsanlage mit der cranio-dorsalen Leberfläche intim verbunden (Textfig. 16). Die mittlere, grössere Partie des Herzens ist auf dem Querschnitte allseitig frei. Die Mesocardia lateralia setzen sich caudalwärts in die Ligamenta hepatica lateralia fort. Das kurze (0,05 mm) Mesocardium dorsale, welches den Sinus venosus mit der ventralen Vorderdarmwand verbindet (Textfig. 16 *M. v*), setzt sich caudalwärts direct in das Ligamentum hepato-entericum (Omentum minus) fort. Etwa an der Grenze zwischen diesen beiden Abtheilungen des ventralen Mesenteriums wächst die erste Anlage der Lunge jetzt als eine gerade ventralwärts gerichtete Knospe in dasselbe hinein (Textfig. 16 *Lg*).

Die ventrale, unpaare Partie der Pericardialhöhle hat die ganze ventrale Leberfläche und einen kleinen Theil der ventralen Darmwand unmittelbar caudalwärts von der Leber von der ventralen Körperwand vollständig frei gemacht. Ein weiteres Vordringen der Pericardialhöhle in caudaler Richtung wird vielleicht dadurch verhindert, dass in der betreffenden Höhle ein in der Medianebene gelegenes Gefäss die Darmwand mit der ventralen Körperwand verbindet. Dieses Gefäss ist wahrscheinlich als eine der Ursachen zu betrachten, welche die Persistenz des definitiven Mesenterium ventrale bei *Ceratodus* bedingen.

Unmittelbar caudalwärts von der Leber ist die rechte Darmwandpartie durch die Arteria coeliaca mit der rechten Körperwand verbunden. Die von dieser Arterie erzeugte Falte geht aber jetzt nicht mehr (wie im vorigen Stadium) caudalwärts in die breite Verbindungsfläche des Darmes mit der rechten Körperwand über. Die nächste Partie dieser Darmfläche ist nämlich jetzt durch das Caudalwärtsdringen der Pericardialhöhle isolirt worden, und die Arteria coeliaca ist hierbei in einer kurzen Strecke allseitig frei geworden.

Die cranialen Spitzen der beiden ursprünglichen Peritonäalhöhlen liegen fortwährend dorsalwärts vom Darme in derselben Höhe wie das craniale Glomerulusende (Textfig. 16); in derselben Höhe sieht man jetzt ventralwärts vom Darme die Lungenanlage. Diese cranialen, auf dem Querschnitte allseitig geschlossenen Partien der Peritonäalhöhlen haben eine Länge von etwa 0,1 mm. Durch die kurzen (0,1 mm) Mesenteria lateralia (Textfig. 16 *M. l*) des Darmes werden sie von der dorsalen, paarigen Partie der Pericardialhöhle getrennt. Caudalwärts von diesen lateralen Mesenterien verbinden sich die beiden Peritonäalhöhlen mit der dorsalen, und caudalwärts von den lateralen Leberligamenten auch mit der ventralen Partie der Pericardialhöhle. Die Totallänge jeder Peritonäalhöhle beträgt jetzt etwa 1,45 mm. Sie strecken sich jetzt etwas weiter caudalwärts als der Vornierenglomerulus. Die caudalen Partien der Peritonäalhöhlen sind sehr schmal und nur dorsalwärts vom Darme zu sehen. Weiter cranialwärts, wo die vielen Darmlumina zu verschmelzen beginnen, werden die Peritonäalhöhlen allmählich weiter und isoliren den Darm nicht nur dorsalwärts, sondern auch lateralwärts von den Körperwänden.

Der Recessus hepato-mesenterico-entericus hat eine Totallänge von etwa 0,7 mm, von denen 0,45 mm auf den cranialen, auf dem Querschnitt allseitig geschlossenen Theil kommen. Diese Recesspartie bildet cranialwärts eine fast frontal gestellte Spalte, welche caudalwärts allmählich eine sagittale Stellung einnimmt. Die craniale Spitze des Recessus liegt nur 0,06 mm caudalwärts von der Lungenanlage. Die caudale, etwa 0,25 mm lange Partie des Recesses öffnet sich nach der rechten Seite hin in die rechte Peritonäalhöhle (Textfig. 18). Dieser Hiatus wird dorsalwärts von der Plica mesogastrica, ventralwärts von der Pankreasanlage begrenzt. Ein auf dem Querschnitt allseitig geschlossener Recessus pancreatico-entericus existirt noch nicht. Ein Lobus venae cavae hepatis ist noch nicht gebildet.

Ceratodus-Embryonen XXV, XXVI und XXVII (Stadium 46 von SEMON).

Die caudale Herzpartie ist fortwährend mit der cranialen Leberfläche intim verbunden. Der grössere, dorsale Theil dieser Leberfläche hängt mit dem Sinus venosus, der kleinere ventrale Theil mit der Herzkammer zusammen. Der letztgenannte Theil zeigt jedoch jetzt Tendenz, von der Herzkammer isolirt zu werden.

Die ventrale Leberfläche ist vollständig, die lateralen Leberflächen fast vollständig von den Körperwänden isolirt. Von der caudalen Leberfläche, welche früher mit dem Darme breit verbunden war, adhärirt jetzt nur die werdende Porta hepatis und die caudale Wand der Gallenblase an den Darm. In die Plica mesogastrica ist jetzt die Lebersubstanz in caudaler Richtung hineingewachsen. Hierdurch ist ein noch kurzer Lobus venae cavae (Textfig. 36—39 *L. v. c*, *Nl*) gebildet worden.

Die dorsale Leberfläche ist noch nur sehr kurz. In der Medianebene ist sie durch das ventrale Hauptmesenterium (Ligamentum hepato-entericum oder Omentum minus) an die ventrale Darmwand fixirt (Textfig. 37 u. 39 *O. min*). Dieses Ligament endigt caudalwärts in die Porta hepatis. Cranialwärts ist es mit dem aus der Plica mesogastrica hervorgegangenen (rechten) Nebengekröse verbunden. — Dieses Nebengekröse fixirt die rechte Partie der dorsalen Leberfläche (Textfig. 39 *Ng*). Caudalwärts geht es in das dorsale Hauptmesenterium allmählich über. Cranialwärts verbindet es sich, wie erwähnt, mit dem ventralen Hauptmesenterium. Unmittelbar cranialwärts von der Stelle, wo das Nebengekröse sich in dem ventralen Hauptmesenterium verliert, sieht man im letztgenannten Mesenterium die knospenförmige Lungenanlage (Fig. 55 u. 57, Taf. XLIII). Und unmittelbar cranialwärts von der Lungenanlage liegt der craniale freie Rand des ventralen Mesenteriums.

Zwischen dem Haupt- und Nebengekröse, der Leber und dem Darme liegt der Recessus hepato-mesenterico-entericus. Dieser Recess hat eine Länge von etwa 0,57—0,76 mm. Seine craniale Hälfte bildet eine im Querschnitt allseitig geschlossene Spalte, welche cranialwärts eine fast frontale, caudalwärts aber allmählich eine sagittale Stellung einnimmt. Die caudale Hälfte öffnet sich nach rechts in die grosse Körperhöhle durch eine longitudinale Oeffnung (Hiatus recessus hepato-mesenterici), welche dorsalwärts von dem Lobus venae cavae hepatis, ventralwärts vom Darme und von der mit diesem verbundenen Pankreasanlage begrenzt wird. Die caudale Partie des Recesses isolirt jetzt theilweise auch die Pankreasanlage vom Darme und bildet caudalwärts eine auf dem Querschnitt allseitig geschlossen, 15 μ tiefe Blindtasche, die ich Recessus pancreatico-entericus genannt habe.

In der Höhe der Porta hepatis geht die Arteria coeliaca von der rechten Körperwand zum Darme über. Da nun die Leber jetzt beginnt sich caudalwärts zu vergrössern, stösst sie bald auf die Arterie, welche hierbei in die Leber hineinschneidet (Fig. 36—38). Die hierdurch erzeugte Furche, Fissura arteriae coeliacae, bildet die erste Andeutung zu einer Trennung der *Ceratodus*-Leber in „Oberlappen" und „Seitenlappen". Die rechte Seite der Leber wird also jetzt durch die Arteria coeliaca an der rechten Körperwand fixirt. Die im Stadium $45^1/_4$ existirenden Verbindungen der lateralen Leberflächen mit den Körperwänden sind dagegen jetzt verschwunden.

Die Peritonäalhöhlen haben sich gewaltig sowohl ventral- wie caudalwärts vergrössert (vergl. Textfig. 14 u. 19). Sie isoliren jetzt nicht nur die dorsale Darmfläche, sondern auch die laterale und grösstentheils auch die ventrale Darmfläche von den Körperwänden. Die caudalen Enden dieser Höhlen liegen jetzt nur 0,6 mm cranialwärts vom Anus. — Cranialwärts stehen die Peritonäalhöhlen noch durch 4 Oeffnungen mit der Pericardialhöhle in Verbindung.

Der Darm hat jetzt ein überall einfaches Lumen, in welchem eine Detritusmasse aus von der Darmwand isolirten Dotterelementen zu sehen ist (Textfig. 19 *Do. d*).

Ceratodus-Embryonen XXVIII und XXIX (Stadium 47 von SEMON).
(Embryo XXVIII ist quer, Embryo XXIX frontal geschnitten.)

Die ventrale Partie der Pericardialhöhle communicirt fortwährend direct mit den beiden Peritonäalhöhlen. Von den beiden dorsalen Communicationskanälen, welche dorsalwärts vom Sinus venosus die Pericardialhöhle mit je einer Peritonäalhöhle in Verbindung setzten, persistirt bei Embryo XXVIII nur der

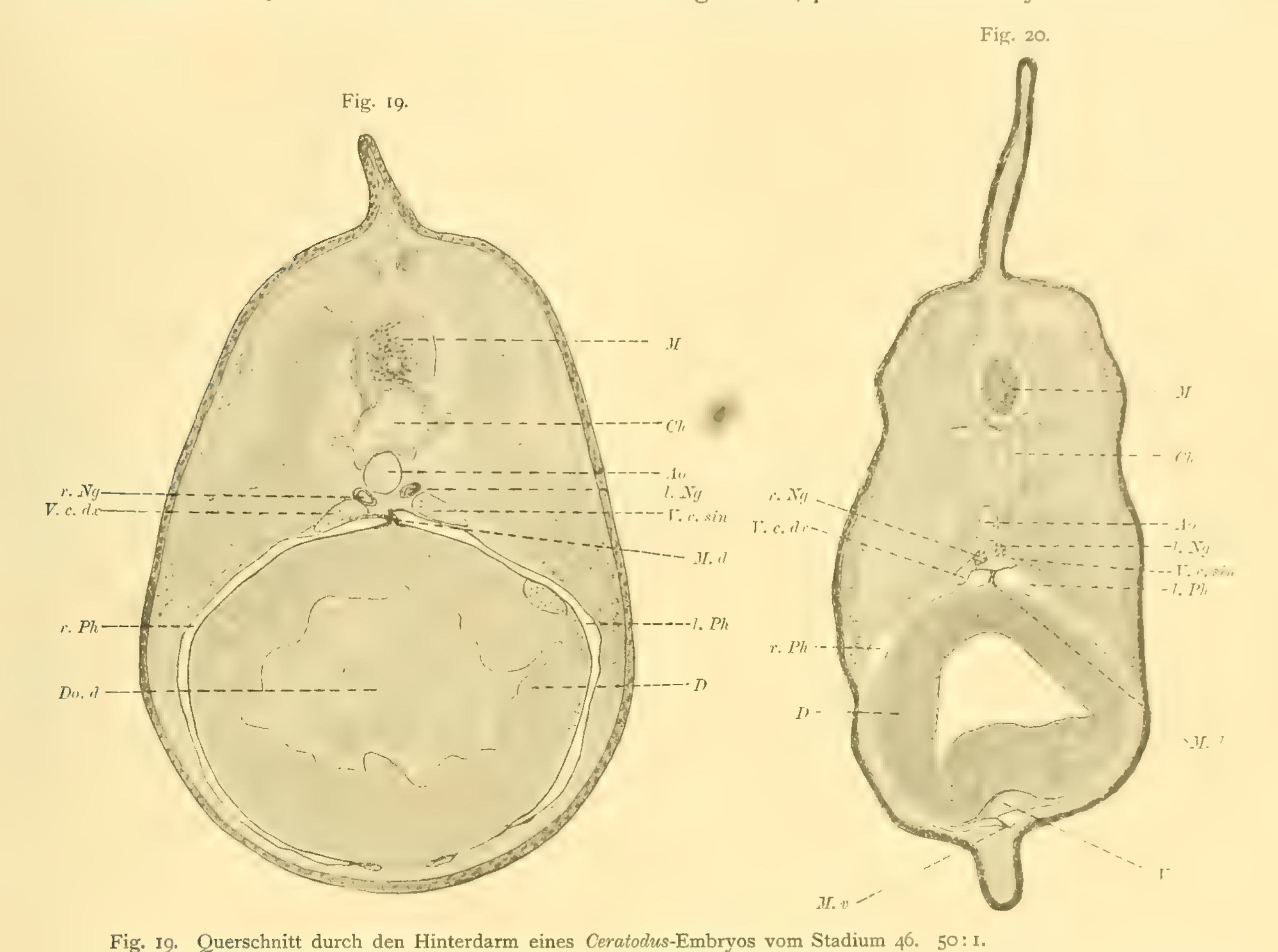


Fig. 19. Querschnitt durch den Hinterdarm eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 46. 50:1.
Fig. 20. Querschnitt durch den Hinterdarm eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 47. 50:1.
Ao Aorta, *Ch* Chorda dorsalis, *D* Darm, *Do. d* Dotterdetritus, *M* Medullarrohr, *Md* Mesenterium dorsale, *Mv* Mesenterium ventrale, *l. Ng* linker, *r. Ng* rechter Nierengang, *l. Ph* linke, *r. Ph* rechte Peritonäalhöhle, *V* Vene, *V. c. dx* Vena cardinalis dextra, *V. c. sin* Vena cardinalis sinistra.

linke. Der rechte ist geschlossen, und zwar dadurch, dass in der Höhe des cranialen Lungenendes die rechte Hälfte des Sinus venosus mit der ventralen Vorderdarmwand verwachsen ist. Bei Embryo XXIX ist auch der linke, dorsale Communicationskanal in ähnlicher Weise geschlossen. Das Herz — und zwar nicht nur der Sinus venosus, sondern auch der Kammertheil — ist noch mit der cranialen Leberfläche intim verbunden.

Das linke Mesenterium laterale des Vorderdarmes ist bei Embryo XXVIII verschwunden; d. h. die craniale Spitze der linken Pleurahöhle geht ventralwärts in die ventrale, unpaare Cölompartie direct über. Das rechte Mesenterium laterale hat nur eine Länge von 45 μ.

Caudalwärts strecken sich die beiden Peritonäalhöhlen bis zum Anus. Abdominalporen existiren nicht

Die Mesenterien sind im Querschnitte kurz und theilweise recht breit. Dies gilt besonders für das ventrale Mesenterium im caudalen Theil. Das ventrale Mesenterium (Textfig. 20 *Mv*) streckt sich vom Anus aus etwa 4 mm cranialwärts. Das dorsale Mesenterium (Textfig. 20 *Md*), welches den ganzen im Cölom verlaufenden Darmkanal an die dorsale Körperwand fixirt, hat in cranio-caudaler Richtung eine Ausdehnung von etwa 6 mm.

Die entodermale Lungenanlage (Fig. 58, Taf. XLII) hat jetzt eine Länge von etwa 0,1 mm. Nach einem kurzen Verlauf ventralwärts biegt sie rechtwinklig um und verläuft caudalwärts an der ventralen Seite des Vorderdarmes und mit ihm parallel. Die ganze Lunge liegt auf diesem Stadium in dem in dieser Höhe einfachen ventralen Mesenterium (Lig. hepato-entericum) eingebettet und wird also weder vom Vorderdarm noch von der Leber durch Recessbildungen getrennt. — Erst 60 μ caudalwärts von der Lunge beginnt der Recessus hepato-mesenterico-entericus aufzutreten. Er hat eine Länge von 0,96 mm und setzt sich caudalwärts in einen 30 μ tiefen Recessus pancreatico-entericus fort. Die cranialen 0,45 mm des Recessus hepato-mesenterico-entericus sind auf dem Querschnitt allseitig geschlossen. Die danach folgende Recesspartie öffnet sich nach rechts in die gemeinsame, grosse Körperhöhle.

Dorsalwärts wird der Hiatus recessus hepato-mesenterico-enterici vom Lobus venae cavae hepatis, ventralwärts vom Pankreas und von der in diesem theilweise eingebetteten Vena portae begrenzt. Die letztgenannte Vene begrenzt auch das craniale Ende des Hiatus, indem sie hier ein wenig dorsalwärts umbiegt und in die Leber einmündet.

Gerade caudalwärts von der Porta hepatis mündet die Arteria coeliaca in Pankreas und Darm ein. Dieses Gefäss hat jetzt einen mehr descendenten Verlauf und schneidet in der caudalen Leberfläche tiefer ein. Die Grenze zwischen dem Hauptlappen und dem Lobus venae cavae hepatis ist hierbei deutlicher geworden.

Die Arteria coeliaca fixirt also — gleich wie im vorigen Stadium — die Einschnürungsstelle (zwischen dem Haupt- und dem Nebenlappen) der Leber mit der rechten Körperwand. Dorsalwärts und nach links wird die Leber durch das Omentum minus und das Nebengekröse mit dem Darme bezw. mit dem Mesenterium dorsale verbunden. Cranialwärts geht das Nebengekröse in das ventrale Hauptgekröse über; die dorsale Fixation der Leber wird also hier einfach.

Am cranialen Leberende breitet sich die dorsale Fixation der Leber lateralwärts aus und geht auf die lateralen Körperwände über. Das craniale Leberende ist also (bei Embryo XXIX) mit etwa der dorsalen Hälfte seiner Peripherie an der ventralen Vorderdarmwand und an den lateralen Körperwänden adhärent. Die ventrale Hälfte derselben Peripherie ist dagegen noch von den Körperwänden frei. Die Anlage der definitiven Pericardialhöhle steht — mit anderen Worten — ventralwärts noch mit der Bauchhöhle in Verbindung; dorsalwärts ist sie dagegen durch secundäre Adhärenzbildung zwischen dem cranialen Leberende und den angrenzenden Partien des Darmes und der Körperwände von der Bauchhöhle getrennt.

Ceratodus-Embryo XXX (Stadium $47^1/_2$ von Semon).

Dieser Embryo war mir für die erweiterte Untersuchung nicht zugänglich. Ich muss mich darum hier darauf beschränken, meine früheren, kurzen Angaben betreffs der Anlagen der Mesenterialrecesse zu citiren:

„Die entodermale Lungenanlage hat jetzt eine Länge von 0,63 mm. Die grössere craniale Partie (0,37 mm lang) liegt im ventralen Mesenterium zwischen dem Vorderdarm und der Leber eingebettet, d. h. ohne von diesen Organen durch Recessbildungen getrennt zu sein. Die caudale Lungenpartie

(0,26 mm lang) wird dagegen durch einen Recessus pneumato-entericus vom Vorderdarm und durch einen Recessus pneumato-hepaticus von der Leber getrennt. Die cranialen Enden dieser Recesse liegen beide 0,24 mm[1]) caudalwärts von der Einmündungsstelle der Lunge in den Vorderdarm. Caudalwärts vereinigen sich diese Recesse, indem sie in den Recessus hepato-mesenterico-entericus übergehen. Dieser setzt sich caudalwärts vom Hiatus in einen 75 μ tiefen Recessus pancreatico-entericus (Textfig. 25 *Rpce*) fort. Die vereinigten Recesse haben zusammengenommen eine Länge von 1,32 mm und öffnen sich an der rechten Seite des Mesenteriums durch einen 0,45 mm langen Hiatus in den Bauchraum" (BROMAN, 1904, p. 543—545).

Ceratodus-Embryo XXXI (Stadium 47$^1/_2$ oder 48? von SEMON).

Von diesem Embryo, welcher mir ebenfalls nur während meines kurzen Besuches in München zugänglich war, habe ich einige Reconstructionsmodelle hergestellt, welche ich hier abbilde.

Die Lunge ist etwas länger geworden. Ueber ihre Lage und Beziehungen zu den Mesenterialrecessen siehe Fig. 59—61, Taf. XLII. Die Mesenterialrecesse haben etwa dasselbe Aussehen wie im vorigen Stadium.

Die Leber hat sich recht bedeutend verlängert (Textfig. 41—44). An Masse hat sie indessen nicht viel zugenommen, denn sie ist gleichzeitig schmäler geworden. Die Gallenblase ist colossal gross geworden und nimmt die grössere Partie der linken Leberhälfte ein (Textfig. 41 und 44 *Gbl*). Bei der erwähnten Verlängerung der Leber ist die caudale Grenze des Hauptlappens relativ stark caudalwärts verschoben worden. Die durch die Arteria coeliaca veranlasste Furche, welche die Anlagen der beiden Leberlappen trennen, ist hierbei bedeutend tiefer geworden (Textfig. 43 *A. coe*). Gleichzeitig ist diese Arterie bedeutend länger geworden und hat einen mehr descendenten Verlauf angenommen.

Der Lobus venae cavae hepatis ist noch nur sehr klein; er bildet nur etwa $^1/_8$—$^1/_{10}$ der ganzen Leber. Die Porta hepatis, welche im Stadium 46 an der Grenze zwischen Haupt- und Nebenlappen der Leber zu sehen war, gehört jetzt (nach der Vertiefung des Sulcus arteriae coeliacae) dem Lobus venae cavae vollständig an (vergl. Textfig. 36 und 43 *Ph*). Die Porta hepatis ist also caudalwärts verschoben worden. Der Lobus venae cavae hepatis hat sich dagegen nicht nennenswerth caudalwärts verlängert. Das caudale Ende dieses Lappens liegt etwa 0,2 mm cranialwärts von dem caudalen Ende des Hiatus communis recessuum. Diese Oeffnung hat eine Länge von etwa 0,5 mm.

Die Insertionslinien der dorsalen Leberligamente sind aus den (Textfigg. 42 und 44) ersichtlich. Bemerkenswerth ist, dass das Nebengekröse fast gerade caudalwärts von dem cranialwärts einfachen ventralen Mesenterium ausgeht (Textfig. 42). Das Omentum minus zweigt sich dagegen fast rechtwinkelig vom einfachen Mesenterium ab. — Die zwischen dem Omentum minus und dem Nebengekröse gelegene Leberpartie benenne ich Lobus Spigeli (Textfig. 42 *L. Sp*).

Ceratodus-Embryonen XXXII—XXXIV (Stadium 48 von SEMON).

(Embryo XXXII ist quer, Embryo XXXIII sagittal und Embryo XXXIV frontal geschnitten.)

Die definitive Pericardialhöhle ist jetzt gebildet, indem jetzt das craniale Leberende auch mit der ventralen Hälfte seiner Peripherie an die Körperwände verwachsen ist (Textfig. 34 und 35). Mit Absicht habe ich das Wort „verwachsen" gewählt, denn wenn man dieses Stadium mit Stadium 47 vergleicht (vergl. Fig. 34 und 30), so leuchtet sofort ein, dass diese Verbindung nur durch secundäre Verwachsung hat stattfinden können.

1) In der citirten Arbeit steht unrichtiger Weise μ statt mm.

Die craniale Leberfläche bildet also jetzt zusammen mit ihren peripheren Verbindungsbrücken mit dem Vorderdarm, bezw. mit den Körperwänden ein vollständiges Septum pericardiaco-peritonaeale. Der Kammertheil des Herzens ist von diesem Septum resp. von der cranialen Leberfläche vollkommen frei (Textfig. 34 und 35). Dagegen ist der Sinus venosus fortwährend mit der Leber intim verbunden (Textfig. 34 *S. v*).



(Fig. 21—25. Nach Broman, Die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Recessbildungen bei den Wirbelthieren, Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden 1904.)

Fig. 21—24. Querschnitte durch die Leber (*Lb*) und den Vorderdarm (*Vd*) eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 48. — In Fig. 22 und 23 ist nur die dorso-mediale Leberpartie (schematisirt) gezeichnet. 75:1.

Fig. 25. Querschnitt durch den Darm (*D*) und das Pankreas (*Pc*) eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium $47^1/_2$. 75:1.

Ao Aorta, *Gg* Gallengang, *H. c. r* Hiatus communis recessuum (Foramen Winslowi), *Lg* Lunge, *R. h. e* (*R. ph. e*) Recessus hepato-mesenterico-entericus, *R. pc-e* Recessus pancreatico-entericus, *R. p-e* Recessus pneumato-entericus, *R. p-h* Recessus pneumato-hepaticus, *V. c. i* Vena cava inferior (in dieser Höhe mit der Vena cardinalis dextra verschmolzen), *V. p* Vena portae.

Ein eigentliches Mesocardium dorsale existirt nicht. Das Herz ist auf dem Querschnitte grösstentheils allseitig frei. Nur cranialwärts und caudalwärts wird es fixirt, und zwar cranialwärts durch den Conus arteriosus, caudalwärts durch den Sinus venosus und die in ihn einmündenden Venen.

Die Leber hat etwa dasselbe Aussehen wie bei Embryo XXXI. Bei Embryo XXXII wird indessen auch die linke Seite der Gallenblase, wenn auch spärlich, von Lebersubstanz begrenzt. — Der Lobus venae cavae hepatis streckt sich caudalwärts fast bis zur caudalen Grenze des Hiatus communis der Mesenterialrecesse. Dieser Hitaus hat jetzt nur eine Länge von etwa 0,37 mm und ist also absolut kleiner geworden. Die Totallänge der vereinigten Mesenterialrecesse beträgt etwa 1,33 mm, von welchen 0,09 mm auf den Recessus pancreatico-entericus (Textfig. 25 *R.pc-e*) und 0,86 mm auf denjenigen Theil des Recessus hepato-mesenterico-entericus, welcher auf dem Querschnitte allseitig geschlossen ist, kommen. Die cranialen 0,1—0,16 mm des Recessus hepato-mesenterico-entericus trennen die Leber nicht direct vom Vorderdarme, sondern von der hiervon ausgewachsenen Lunge und können darum mit dem Namen Recessus pneumato-hepaticus (Textfig. 22 *R.p-h*) bezeichnet werden. An der caudalen Grenze des Recessus pneumato-hepaticus geht ein etwa 0,12 mm langer Recessus pneumato-entericus (Textfig. 21 und 22 *R.p-e*) vom Recessus hepato-mesenterico-entericus aus (Textfig. 23 *R.h-e*).

Die entodermale Lungenanlage hat eine Länge von 0,74 mm. Etwa 0,24 mm caudalwärts von ihrer Verbindungsstelle mit dem Vorderdarm liegt das craniale Ende des Recessus pneumato-entericus (Textfig. 21 *R.p-e*). Etwa in derselben Höhe (oder einige Schnitte caudal- oder cranialwärts davon) liegt die craniale Spitze des Recessus pneumato-hepaticus (Textfig. 22 *R.p-h*). Von der caudalen Grenze dieses Recesses streckt sich die entodermale Lunge in dem Nebengekröse noch 0,24 mm caudalwärts. Dieser

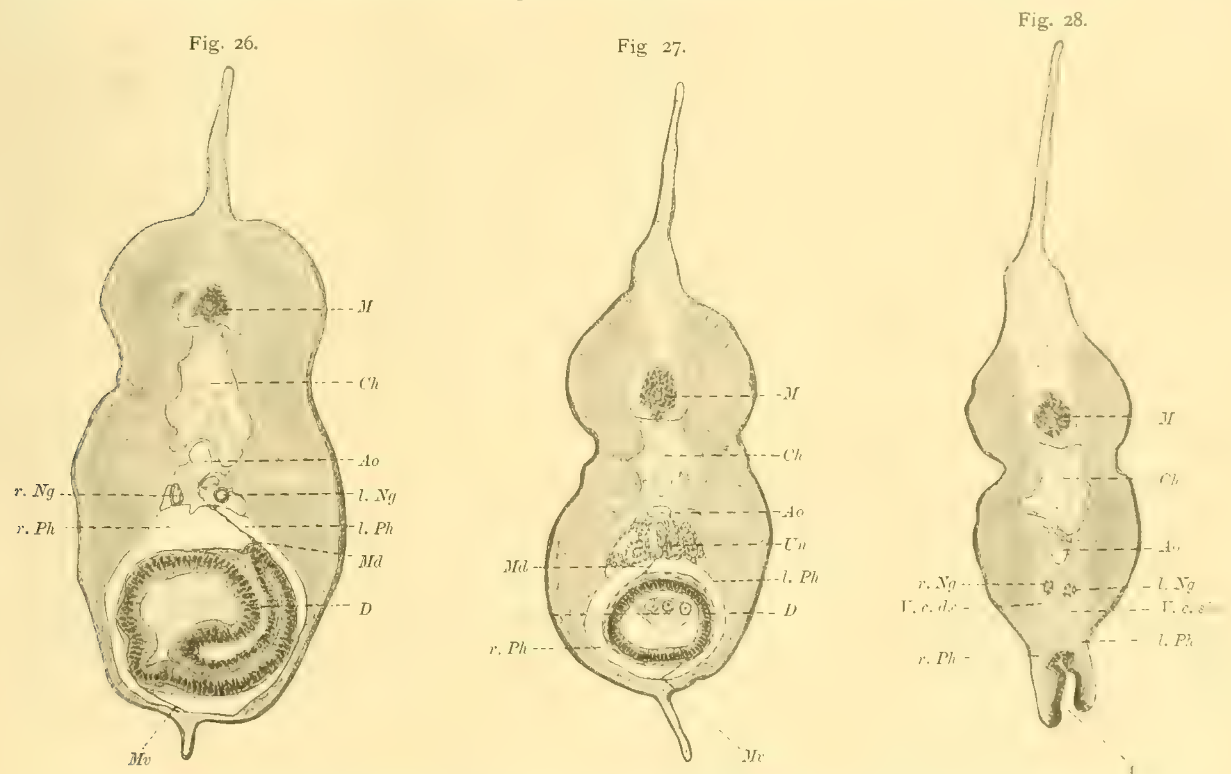


Fig. 26—28. Querschnitte durch die caudale Partie eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 48. 50:1.
A After, *Ao* Aorta, *Ch* Chorda dorsalis, *D* Darm, *M* Medullarrohr, *Md* Mesenterium dorsale, *Mv* Mesenterium ventrale, *l.Ng* linker, *r.Ng* rechter Nierengang, *l.Ph* linke, *r.Ph* rechte Peritonäalhöhle, *Un* Urniere, *V.c.dx* Vena cardinalis dextra, *V.c.sin* Vena cardinalis sinistra, * Darminhalt.

Lungentheil bildet also die rechte Wand des Recessus hepato-mesenterico-entericus (Textfig. 23). Von dem caudalen Ende der entodermalen Lungenanlage aus ist die mesodermale Lungenanlage noch 0,3 mm weiter caudalwärts als Verdickung des Nebengekröses zu erkennen. In dieser Verdickung, welche caudalwärts allmählich abnimmt, nehmen nicht nur das Mesenchym, sondern auch in hohem Grade die epithelialen Peritonäalblätter Theil.

Etwa in der Höhe der cranialen Grenze des Hiatus communis recessuum geht die Vena cava inferior in die Vena cardinalis dextra über (Textfig. 24 *V. c. i*). Caudalwärts von dieser Stelle ist der Lobus venae cavae dem dorsalen Mesenterium und der dorsalen Bauchwand breit angeheftet. Das Nebengekröse hört in der Höhe des caudalen Endes des erwähnten Leberlappens auf. Von dieser Stelle aus und weiter caudalwärts ist also das dorsale Mesenterium einfach.

Das dorsale Mesenterium ist im Querschnitte recht dünn und lang geworden (Textfig. 26 *Md*). Der unmittelbar caudalwärts von der Porta hepatis gelegenen, etwa 1,35 mm langen Darmpartie fehlt ein ventrales Mesenterium vollständig. Die danach folgende, etwa 3,42 mm lange caudale Darmpartie hat wiederum ein deutliches ventrales Mesenterium (Fig. 26 und 27 *Mv*). Dieses caudale Mesenterium ventrale bildet auf dem Querschnitte eine recht lange, lineare Verbindung zwischen dem Spiraldarme und der ventralen Bauchwand. Defectbildungen sind in der caudalen Partie dieses Mesenteriums noch nicht zu entdecken. Caudalwärts sind also die beiden Peritonäalhöhlen noch vollständig von einander getrennt. Sie sind seit dem vorigen Stadium noch etwas weiter caudalwärts vorgedrungen und liegen jetzt mit ihren caudalen Spitzen (Fig 28 *r. Ph*, *l. Ph*) zu beiden Seiten der Kloake. Abdominalporen existiren noch nicht.

Die den Spiraldarm fixirenden Mesenterien haben in verschiedenen Höhen einen verschiedenen Verlauf. In der Höhe der cranialen Partie des caudalen Mesenterium ventrale haben sie den in Textfig. 26 abgebildeten Verlauf. Etwa 2,4 mm weiter caudalwärts verlaufen dieselben Mesenterien ganz umgekehrt (Textfig. 27). Da es wohl nicht wahrscheinlich ist, dass die Darminsertionen der Mesenterien durch Losmachung von der Mittellinie des Darmes in dieser Weise verschoben sind, erübrigt nur, anzunehmen, dass auch die Darmoberfläche spiralig gedreht worden ist. Ob dieses aber bei der Bildung des Spiraldarmes im Leben entstanden ist, oder erst bei der Fixirung und Härtung der Embryonen, will ich dahingestellt sein lassen. Nimmt man an, dass bei der Conservirung die Darmwand stärker als die Spiralklappe geschrumpft ist, so kann indessen einfach hierdurch die oben beschriebene Lage der Mesenterien vollständig erklärt werden.

Ueberblick über die Entwickelung der Körperhöhlen, der Mesenterien, der Leberligamente und der Leberform bei Ceratodus.

Die erste Andeutung eines manifesten Cöloms habe ich bei *Ceratodus*-Embryonen mit 28 metotischen Urwirbeln (von Semon's Stadium 30) gefunden. Es tritt hier in der Kopfgegend, und zwar cranialwärts von der Höhe, wo das Gehörbläschen zu beobachten ist, als zwei kleine, spaltenförmige Höhlen zwischen Somato- und Splanchnopleura auf. Diese Höhlen (Textfig. 1 *Pch*, p. 601), welche ventralwärts vom Vorderdarm liegen und in der Medianebene überall durch eine relativ breite Mesodermalmasse von einander getrennt sind, repräsentiren die paarige Anlage der später einfachen Pericardialhöhle.

Die Myotome haben auf diesem Stadium je ein Lumen. Dagegen besitzen die Seitenplatten (caudalwärts von den Pericardialhöhlen) noch kein Lumen. Dasselbe gilt von der Vornierenanlage, welche „als

ein solider Wulst (vergl. SEMON, 1901, Fig. N) des parietalen Mesoblasts zwischen Somiten und Seitenplatten" in der Gegend des 5. und 6. Myotoms angelegt ist (SEMON, 1901).

Kurz nachher (im Stadium 32 von SEMON) verlieren die Myotome ihre Lumina (SEMON, 1901). Etwa gleichzeitig wird in dem oben erwähnten Vornierenwulst ein kleines Lumen sichtbar. Dieser Wulst baut sich jetzt „aus zwei segmentalen Abschnitten auf", welche mit je einem Trichter in die unsegmentirte und noch nur latente Anlage der Peritonäalhöhle münden (SEMON, 1901).

Die im Stadium 30 noch paarige Herzanlage (Textfig. 1 *H*), welche in dem Mesenchymgewebe zwischen den primitiven Pericardialhöhlen und der ventralen Vorderdarmwand undeutlich zu erkennen war, wird nach SEMON (1901) im Stadium 33 unpaar. Kurz nachher (im Stadium 34) verschmelzen auch die beiden primitiven Pericardialhöhlen (Textfig. 2, p. 601), indem die mediane Scheidewand schwindet. Die Herzanlage verliert hierbei ihre directe Verbindung mit der ventralen Körperwand. Dorsalwärts bleibt die Herzanlage aber noch eine Zeit lang mit der ventralen Vorderdarmwand in breiter Verbindung.

Erst wenn in einem späteren Stadium (Stadium 38) die Herzanlage anfängt, sich relativ stark zu vergrössern, wird diese breite dorsale Verbindung derselben in der Mitte in ein dünnes Mesocardium dorsale (Textfig. 5 *Mcd*, p. 603) umgewandelt. Die beiden Pericardialrecesse, welche jetzt die dorsale Herzwand von der ventralen Vorderdarmwand grösstentheils isoliren, gehen bald (Stadium 40) in einander direct über. Mit anderen Worten: das Mesocardium dorsale atrophirt grösstentheils und die mittlere Partie des Herzens wird dann auf dem Querschnitte allseitig frei (Textfig. 7). Nur cranialwärts durch den Conus arteriosus und caudalwärts durch die caudale Herzpartie und die hier einmündenden Venen bleibt das Herz in Verbindung mit den Wänden der Pericardialhöhle.

In Stadium 34 beginnen in derselben Höhe, wo ventralwärts die caudale Hälfte der Pericardialhöhle zu sehen ist, die Somato- und Splanchnopleura auch dorsalwärts sich von einander dort zu trennen, wo — an jeder Seite — die Vornierentrichter münden. Die hierdurch entstandenen, noch sehr kleinen Höhlen (Textfig. 2 u. 4) können als die ersten Anlagen der später einfachen Peritonäalhöhle betrachtet werden.

Diese beiden primitiven Peritonäalhöhlen communiciren ursprünglich weder unter sich, noch mit der Pericardialhöhle.

Im Stadium 38 haben sich die primitiven Peritonäalhöhlen von den Vornierentrichtern aus sowohl dorso-medialwärts wie ventro-lateralwärts ausgedehnt (Textfig. 5 u. 6 *Ph*). Sie sind indessen fortwährend nur sehr kurz (0,9 mm lang) und auf dem Gebiet der Vorniere[1]) dorsalwärts vom Darme beschränkt (SEMON, 1901). Von diesem Stadium ab würde man von einem Mesenterium dorsale der betreffenden Darmpartie sprechen können. — An den beiden Seiten dieses noch relativ sehr breiten Mesenteriums ist die paarige Anlage des Vornierenglomerulus — wenn auch nur undeutlich — zu erkennen. Erst wenn in späteren Stadien (Stadium 41) die Differenzirung des Vornierenglomerulus weiter fortschreitet, werden gleichzeitig die primitiven Peritonäalhöhlen geräumiger und das dorsale Mesenterium im Querschnitte schmäler (Textfig. 9). Noch im Stadium 45 strecken sich diese Höhlen nicht nennenswerth weiter caudalwärts als die Vornieren.

In Stadium 40 entsteht die erste Leberanlage als eine „unpaare, cranialwärts gerichtete Hervorwölbung" der ventralen Darmwand (SEMON, 1901). Dieses Leberdivertikel, welches von Anfang an mit dem caudalen Herzende intim verbunden ist, verzweigt sich bald und bildet so unmittelbar caudalwärts von der Pericardialhöhle eine breite Platte von Lebersubstanz[2]), welche ventralwärts am dicksten, dorsalwärts

1) Vergl. die Anmerkung 2 auf p. 602.

2) Betreffs weiterer Einzelheiten der ersten Leber- und Gallenblasenentwickelung verweise ich zu der Arbeit von NEUMAYER (1904).

allmählich dünner wird (Textfig. 29 *L*). Diese Leberplatte ist noch in Stadium 44 sowohl ventral- und lateralwärts mit den Körperwänden wie auch dorsal- und caudalwärts mit dem Darme fast überall intim verbunden. Nur an der rechten Seite des Darmes streckt sich jetzt eine kleine Leberpartie caudalwärts in die Region der rechten primitiven Peritonäalhöhle herab und wird durch diese oder durch einen hiervon ausgehenden Mesenterialrecess von der Körper- resp. Darmwand theilweise isolirt (Textfig. 10 u. 11, p. 606).

Die primitiven Peritonäalhöhlen communiciren noch weder unter sich noch mit der Pericardialhöhle.

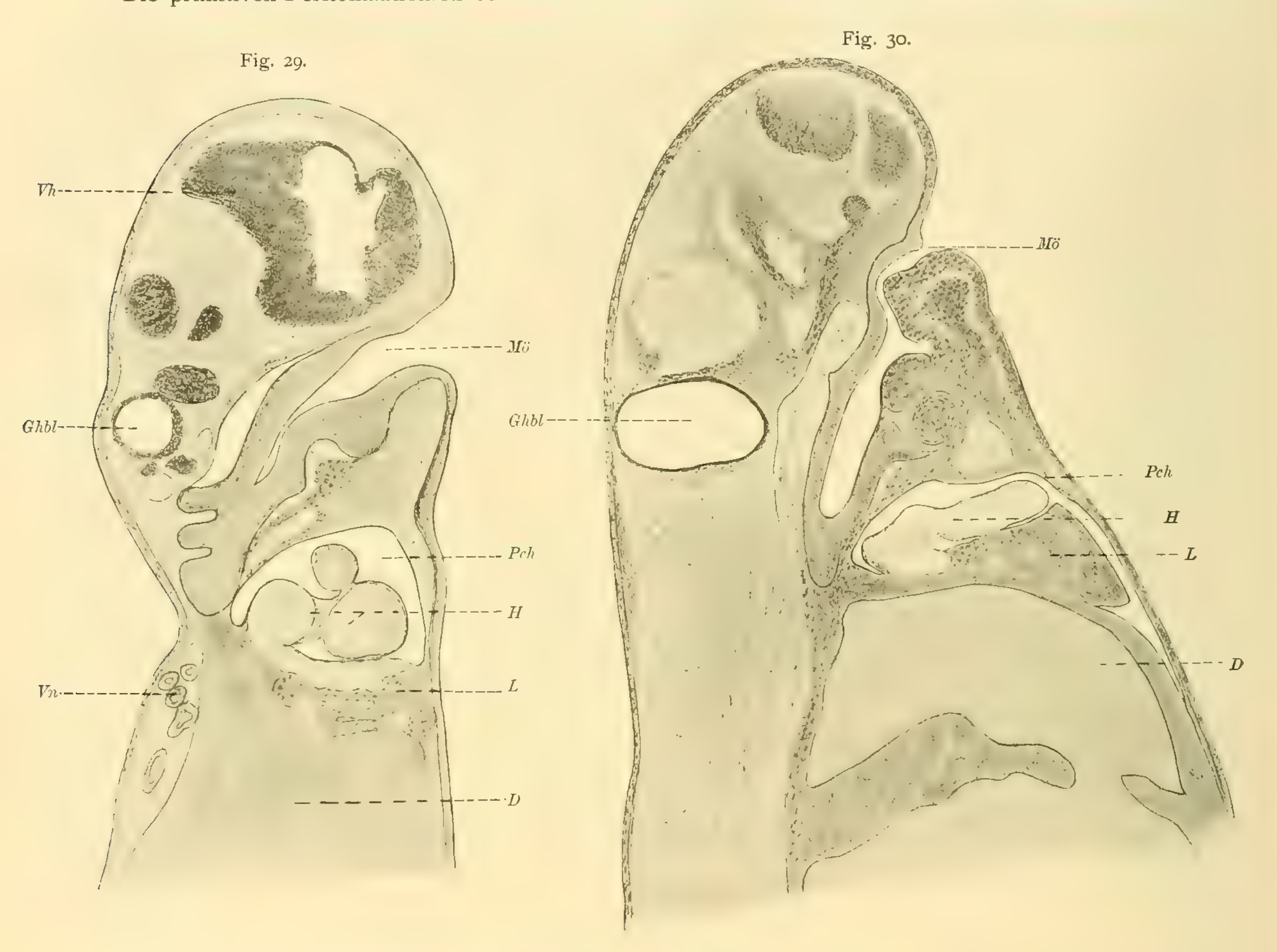


Fig. 29. Sagittalschnitt eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 44. 50 : 1.
Fig. 30. Sagittalschnitt eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 45. 50 : 1.
D Darm, *Ghbl* Gehörbläschen, *H* Herz, *L* Leber, *Mö* Mundöffnung, *Pch* Pericardialhöhle, *Vn* Vorniere, *Vh* Vorderhirn.

Wie ich glaube, hauptsächlich als Folge von der intimen Verbindung des Herzens mit der Leber und von der jetzt stärkeren Ausbildung und wohl auch stärkeren Bewegungsfähigkeit des Herzens wird in einem nächsten Stadium (Stadium 45) die Leber und die unmittelbar caudalwärts von der Leber gelegene Darmpartie von der ventralen und den lateralen Körperwänden fast vollständig frei gemacht. Die primitive Pericardialhöhle dringt — mit anderen Worten — an der Leber vorbei caudalwärts herab (vergl. Textfig. 29 und 30). Ventralwärts dringt sie als eine unpaare Höhle herab (Textfig. 15—17, p. 608). Ein Ligamentum falciforme hepatis existirt also nie bei *Ceratodus*. Dorsalwärts vom Sinus venosus dringt die Pericardialhöhle dagegen in Form von paarigen Blindtaschen (Textfig. 16) caudalwärts. Diese Blindtaschen ver-

binden sich in Stadium 45 sowohl dorsalwärts mit den primitiven Peritonäalhöhlen wie auch ventralwärts mit der ventralen Prolongation der Pericardialhöhle.

In diesem Stadium communicirt also jede primitive Peritonäalhöhle an zwei Stellen (sowohl dorsal- wie ventralwärts vom Sinus venosus) mit der caudalwärts erweiterten Pericardialhöhle. Wir sind also jetzt zu einem Stadium gelangt, in dem die Anlagen der definitiven Körperhöhlen eine gemeinsame Höhle bilden.

Das Verhältniss dauert indessen nur bis zum Stadium 48 fort. Schon im Stadium 47 schliessen sich die dorsalen Communicationskanäle zwischen der Pericardialhöhle und der Peritonäalhöhle, und zwar

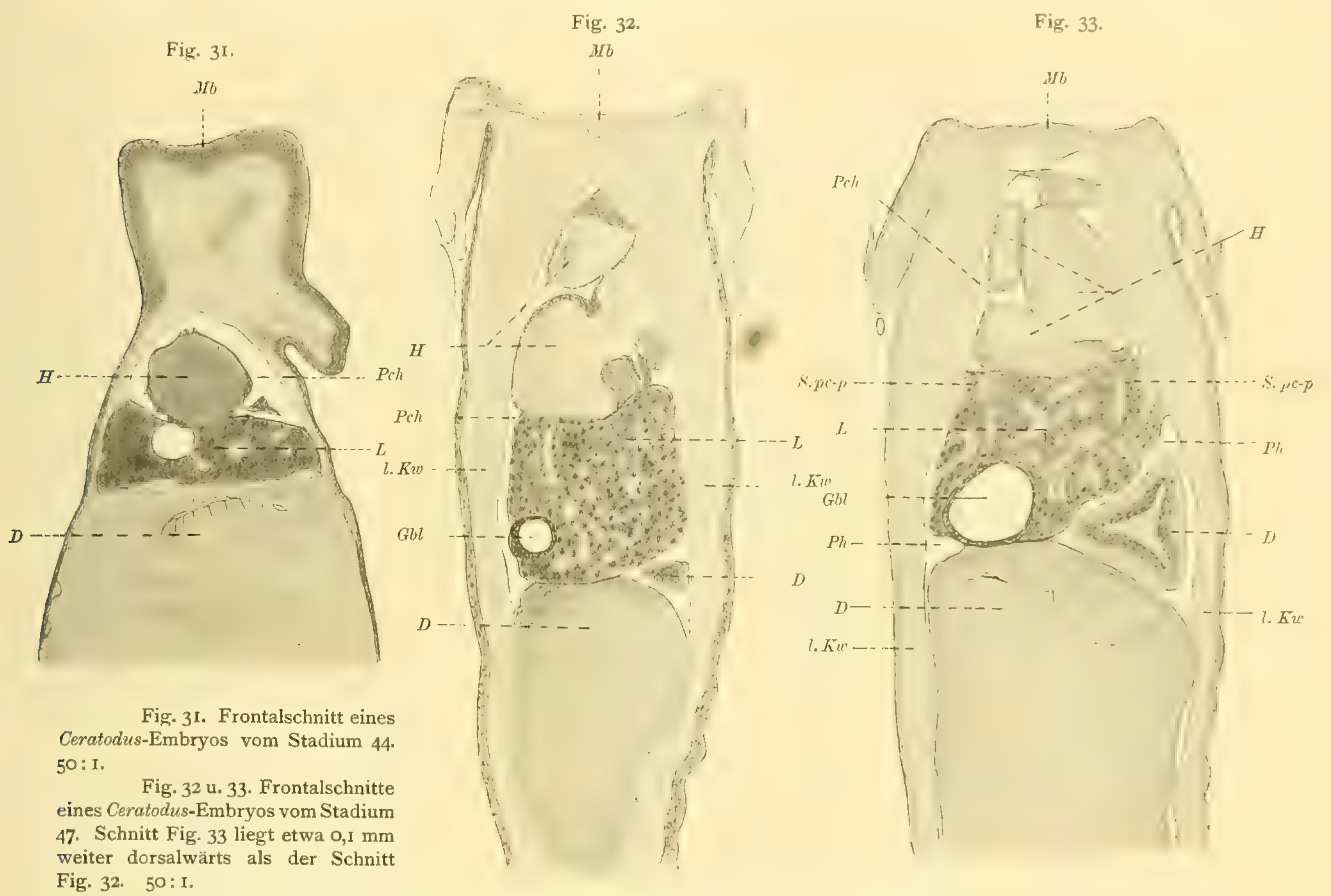


Fig. 31. Frontalschnitt eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 44. 50 : 1.

Fig. 32 u. 33. Frontalschnitte eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 47. Schnitt Fig. 33 liegt etwa 0,1 mm weiter dorsalwärts als der Schnitt Fig. 32. 50 : 1.

D Darm, *H* Herz, *l. Kw* laterale Körperwand, *L* Leber, *Mb* Epithel des Mundhöhlenbodens, *Pch* Pericardialhöhle, *Ph* Peritonäalhöhle, *S. pc-p* Septum pericardiaco-peritonaeale.

dadurch, dass die dorsale Fläche des Sinus venosus gegen die ventrale Wand und die lateralen Mesenterien[1]) Textfig. 16 *Ml*, p. 608) des Vorderdarmes gepresst wird und mit diesen Partien verwächst. In ähnlicher Weise verwächst bald nachher das craniale Leberende mit den Körperwänden (Textfig. 33). Durch diese Verwachsungen wird die definitive Pericardialhöhle von der Peritonäalhöhle vollständig getrennt (Textfig. 34 und 35). Das Bindegewebe der cranialen Leberfläche wird nachher theilweise von der Leber isolirt und bildet so das Septum pericardiaco-peritonaeale (*S. pc-p*).

1) Diese lateralen (nur sehr kurzen) Mesenterien, welche in den Stadien 45—46 in gleicher Höhe mit den cranialen Spitzen der primitiven Peritonäalhöhlen zu finden sind (Textfig. 16 *M. l*), verschwinden als solche bei der oben erwähnten Verwachsung mit dem Sinus venosus.

Unmittelbar ehe die eben erwähnte Verwachsung des cranialen Leberendes mit den Körperwänden stattfindet, löst sich der Kammertheil[1]) des Herzens von der cranialen Leberfläche ab. Diese Thatsache betrachte ich als eine wichtige Bedingung für die mehrerwähnte Verwachsung; denn es ist ja anzunehmen, dass die Leber nach dieser Losmachung der Herzkammer unbeweglicher zu liegen kommt. — Die in den Sinus venosus einmündenden, von den lateralen Körperwänden kommenden Venenstämme (die Ductus Cuvieri) werden im Stadium 47 durch ungleiches Wachsthum dorsalwärts verschoben und pressen dabei, wie erwähnt, die dorsale Fläche des Sinus venosus gegen die ventrale Darmwand. Aller Wahrscheinlichkeit

Fig. 34.

Fig. 35.

Fig. 34. Sagittalschnitt (etwas nach rechts von der Medianebene) eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 48. 50:1.
Fig. 35. Frontalschnitt eines *Ceratodus*-Embryos desselben Stadiums. 50:1.
A. coe Arteria coeliaca, *Ch* Chorda dorsalis, *D* Darm, *Gbl* Gallenblase, *Geh* Gehirn, *Gg* Gallengang, *H* Herz, *Hk* Herzkammer, *l. Kw* laterale Körperwand, *L* Leber, *Nl* Nebenlappen, *Hl* Hauptlappen, *Oe* Oesophagus, *Pc* Pankreas, *Pch* Pericardialhöhle, *Ph* Peritonäalhöhle, *S. pc-p* Septum pericardiaco-peritonaeale, *S. v* Sinus venosus, *V. c. i* Vena cava inferior, *Vn* Vorniere, *V. p* Vena portae.

1) Der Vorhofstheil bleibt mit der Leber in Verbindung.

nach wird in der betreffenden Höhe auch die ventrale Körperwand von den genannten Venen dorsalwärts gezogen und dadurch relativ stark gegen die Leber gepresst. Die Unbeweglichkeit der Leber und die durch den Venenzug bewirkte locale Druckerhöhung in der betreffenden Höhe vermitteln also, meiner Meinung nach, die erwähnten Verwachsungen und hiermit auch die Entstehung des Septum pericardiaco-peritonaeale.

Bald nachdem die Peripherie des cranialen Leberendes mit den Körperwänden verwachsen ist, wird die Leber gleichzeitig damit, dass sie sich in cranio-caudaler Richtung stark verlängert, sowohl in frontaler wie sagittaler Richtung absolut kleiner (vergl. Textfig. 33 u. 35). Ich glaube darum, dass die oben erwähnte locale Druckerhöhung zwischen der Leber und den Körperwänden nur eine sehr kurze Zeit besteht.

Noch in Stadium 45 sind, wie erwähnt, die primitiven Peritonäalhöhlen nur auf das Vornierengebiet beschränkt. In diesem Stadium werden sie cranialwärts durch das caudale Vordringen der Pericardialhöhle mit einander in Verbindung gesetzt. Caudalwärts sind sie dagegen noch getrennt und nur dorsalwärts vom Darme zu sehen.

Erst in einem nächstfolgenden Stadium (Stadium 46) verschmelzen die zahlreichen Dotterkanäle zu dem definitiven Darmlumen, in welchem dann eine aus Dotterelementen bestehende Detritusmasse als Darminhalt zu sehen ist (Fig. 19 *Dod*, p. 611). Nachdem diese Detritusmasse digerirt worden ist, sind die *Ceratodus*-Embryonen offenbar dafür reif, Nahrung von aussen her einzunehmen (Textfig. 27 *, p. 615). In eben derselben Entwickelungsperiode findet auch die definitive Ausbildung der Peritonäalhöhle statt. Die primitiven Peritonäalhöhlen dringen hierbei nicht nur caudalwärts, sondern auch ventralwärts schnell hervor (vergl. Textfig. 14, 19 und 20) und isoliren so in den Stadien 46—48 die ganze caudale, früher überall adhärente Darmpartie fast vollständig von den Bauchwänden. Nur dorsal- und ventralwärts persistiren in der Medianebene die Verbindungen zwischen den Darm- und Bauchwänden als das dorsale und ventrale Mesenterium (Textfig. 20 u. 26). Diese sind anfangs im Querschnitte recht kurz (Textfig. 20), werden aber bald in die Länge ausgezogen (Textfig. 26). Noch bei dem ältesten, mir zugänglichen *Ceratodus*-Embryo (Stadium 48) zeigen sie keine Defectbildungen. Caudalwärts existiren also noch in Stadium 48 zwei getrennte Peritonäalhöhlen, welche erst später durch Defectbildungen in der caudalen Partie des ventralen Mesenteriums eine caudale Communication (oder mehrere) mit einander bekommen (Textfig. 48). Cranialwärts vom freien Rande des ventralen Mesenteriums communiciren die primitiven Peritonäalhöhlen mit einander, wie erwähnt, durch Vermittelung der caudalen Verlängerung der unpaaren Pericardialhöhle. Dass das caudale Vordringen dieser Höhle eben an der betreffenden Stelle aufhört, hängt wahrscheinlich grösstentheils davon ab, dass an dieser Stelle venöse Gefässverbindungen zwischen Bauch- und Darmwand existiren, welche den Darm hier besonders stark fixiren. Aus ähnlichen Gründen wird es wahrscheinlich auch verhindert, dass die grössere Partie des ventralen Mesenteriums vernichtet wird.

Dass überhaupt Gefässe in der embryonalen Entwickelung eine wichtige, formbildende Bedeutung haben können, wird noch deutlicher durch das Verhalten der Arteria coeliaca bei *Ceratodus*-Embryonen gezeigt. Dieses Gefäss ist zuerst in Stadium 43—44 deutlich zu erkennen. In diesem Stadium hat der Hauptstamm der Arterie einen fast transversalen Verlauf von der Aorta durch den rechten Vornierenglomerulus zur rechten Bauch- und Darmwand (Textfig. 12 *A. coe.*, p. 606). Die Arterie verläuft also von der Medianebene aus schief nach rechts und ventralwärts zu der Stelle, wo die rechte Bauchwand und die rechte Darmwand noch direct mit einander verbunden sind. Vielleicht übt sie schon jetzt auf die betreffende Darmpartie einen Zug aus, der die Entstehung eines Mesenterialrecesses an der rechten Seite des Mesenteriums erleichtert. Die Form der betreffenden Darmpartie deutet wenigstens darauf hin (vergl. Textfig. 12); dasselbe thut auch das gleichzeitige Entstehen der Arteria coeliaca und des

Mesenterialrecesses. Bei der Ausbildung der definitiven Leberform spielt aber, wie wir unten sehen werden, diese Arterie noch unzweideutiger eine formbestimmende Rolle.

Schon oben (p. 618) wurde hervorgehoben, dass die Leber bald nach ihrer Entstehung (in Stadium 40) eine breite, ventralwärts im Sagittalschnitt dicke, dorsalwärts aber allmählich dünner werdende Platte bildete (Textfig. 29). Diese Leberplatte hat zu den primitiven Peritonäalhöhlen keine directe Beziehung.

In Stadium 44 oder etwas früher sendet die Leberscheibe aber an der rechten Seite des Darmes einen kurzen Zapfen von Lebersubstanz caudalwärts in die Region der rechten primitiven Peritonäalhöhle herab. Durch diese Höhle wird der erwähnte Leberzapfen von der rechten Körperwand theilweise isolirt (Textfig. 10 u. 11, p. 606). Zu derselben Zeit entsteht von der rechten Peritonäalhöhle aus der erwähnte Mesenterialrecess, welcher sowohl denselben Leberzapfen wie eine Mesenterialfalte, die Plica meso-

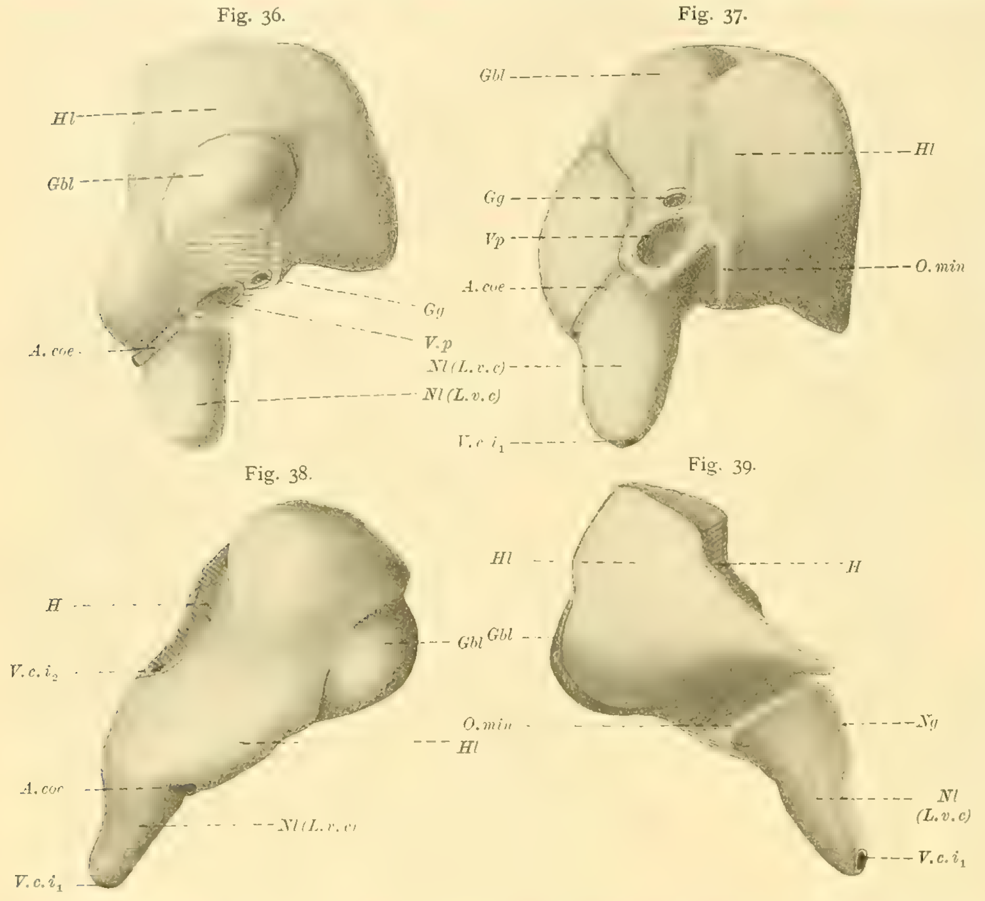


Fig. 36—39. Reconstructionsmodell der Leber eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 46. Fig. 36 von der ventralen, Fig. 37 von der caudalen, Fig. 38 von der rechten und Fig. 39 von der linken Seite gesehen. 50 : 1.

A. coe Arteria coeliaca, *Gbl* Gallenblase, *Gg* Gallengang, *H* die mit der Herzanlage verwachsene craniale Leberfläche, *Hl* Hauptlappen (Lobus anterior), *Nl (L. v. c)* Nebenlappen (Lobus venae cavae), *Ng* Schnittfläche des Nebengekröses, *O. min* Schnittfläche des Omentum minus, $V.c.i_1$ Eintrittsstelle und $V.c.i_2$ Austrittsstelle der Vena cava inferior, *V. p* Vena portae.

gastrica (Textfig. 11 u. 12 *P. msg*) vom Darme theilweise isolirt. Ich (1904) habe diesen Recess darum Recessus hepato-mesenterico-entericus genannt. Dieser bildet cranialwärts eine auf dem Querschnitte allseitig geschlossene Tasche (Textfig. 10); caudalwärts öffnet er sich dagegen nach rechts (Textfig. 11 u. 12) in die Hauptpartie der rechten Peritonäalhöhle, von welcher aus der Recess durch Einstülpung entstanden ist. Diese Oeffnung des Recesses wird ventralwärts von dem erwähnten Leberzapfen, dorsalwärts von der Plica mesogastrica begrenzt. Die craniale Begrenzung der Recessöffnung wird durch die Verbindung der Plica mesogastrica mit der Leber gebildet. Die caudale Grenze der Oeffnung ist anfangs nicht scharf markirt. Man kann sie dort setzen, wo die caudalwärts allmählich niedriger werdende Plica mesogastrica vollständig aufhört.

In diese Plica mesogastrica wächst in späteren Stadien (von Stadium 46 ab) die Leber hinein. So entsteht ein anfangs mässig langer Leberlappen, der Lobus venae cavae hepatis (Textfig. 36—39 *L. v. c.*), welcher die dorsale Begrenzung des Hiatus übernimmt (Textfig. 24 *Lb*, p. 614).

Bald nachdem die Pankreasanlage einigermaassen gross geworden ist, entsteht (in Stadium 46) von der caudalen Partie des Recessus hepato-mesenterico-entericus aus ein kurzer caudaler Blindsack, Recessus pancreatico-entericus (Textfig. 25 *R. pc-e*), welcher die Pankreasanlage zum Theil vom Digestionskanal trennt. Die Eingangsöffnung des Hauptrecesses bekommt hierbei auch caudalwärts eine distincte Grenze.

Durch die Vergrösserung der Leber wird bald die craniale Begrenzung der Recesseingangsöffnung caudalwärts verschoben. Nach dieser Verschiebung wird die ventrale Begrenzung der Oeffnung nicht mehr von der Leber, sondern vom Darme und dem in dieser Darmwandpartie sich entwickelnde Pankreasanlage gebildet (Textfig. 24 zwischen *Vp* und *Gg*). In dieser Pankreaspartie, welche bald durch eine ventrale Prolongation des Recessus hepato-mesenterico-entericus vom Darme theilweise frei gemacht wird (Textfig. 24 *R. p-h-e*), verlaufen die Vena portae und der Gallengang zu bezw. von der Leber.

In Stadium 46, wenn die erste Lungenanlage als eine kleine, ventralwärts gerichtete Knospe am Vorderdarm zu erkennen ist (Fig. 55, Taf. XLIII), findet man die craniale Spitze des Recessus hepato-mesenterico-entericus fast unmittelbar caudalwärts von der Lunge. In den nächstfolgenden Stadien wird nun diese craniale Recessspitze von der Einmündungsstelle der Lunge am Vorderdarm beträchtlich caudalwärts verschoben (Fig. 58, Taf. XLIII). Nehmen wir an, dass die Einmündungsstelle der Lungenanlage nicht (durch eine in caudo-cranialer Richtung verlaufende Abschnürung der Lunge vom Darme) cranialwärts verschoben wird, sondern dass die Lunge sich nur durch Wachsthum selbständig verlängert, so kann — da eine wirkliche Caudalwärtsverschiebung des Recessendes wohl nicht glaubhaft ist — diese Thatsache nur so erklärt werden, dass in der Zwischenzeit die zwischen der Lungeneinmündung und dem Recessende gelegene Darmpartie ganz besonders stark in die Länge gewachsen ist.

Wenn die Lunge eine Länge von 0,1 mm erreicht hat, bildet sich vom Recessus hepato-mesenterico-entericus aus ein Recessus pneumato-entericus, welcher die caudale Lungenpartie vom Digestionskanal trennt (Fig. 60, Taf. XLIII; Textfig. 22, p. 614). Bemerkenswerth ist, dass dieser Recessus pneumato-entericus nicht, so wie es bei anderen Wirbelthieren[1]) im Allgemeinen der Fall ist, von der cranialen Spitze des Recessus hepato-mesenterico-entericus, sondern etwas caudalwärts von dieser Spitze ausgeht (Textfig. 40). Die vereinigten Recesse sind — mit anderen Worten — beim *Ceratodus*-Embryo cranialwärts gabelig getheilt. Den ventralen Recesszweig (Recessus pneumato-hepaticus, Textfig. 22 *R. p-h*) fasse ich als die eigentliche craniale Spitze des Recessus hepato-mesenterico-entericus auf; den dorsalen Recesszweig (Recessus pneumato-entericus, Textfig. 21 u. 22 *R. p-e*) betrachte ich als einen mehr speciell für die Isolirung der Lunge entstandenen Recess. Ob der Recessus pneumato-entericus sich gleichzeitig mit oder später als der Recessus pneumato-hepaticus entwickelt hat, lässt sich nicht mit Sicherheit aus dem mir zugänglichen Material entscheiden. Im ersten Falle würde der Recessus pneumato-entericus ursprünglich von der cranialen Spitze des Recessus hepato-mesenterico-entericus entstanden sein, wenn auch diese Entstehungs-

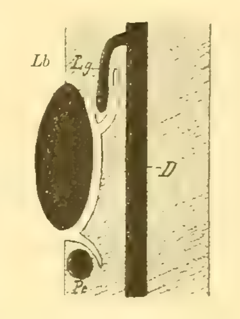


Fig. 40. Schematischer Frontalschnitt durch das Mesenterium eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 48. (Nach BROMAN, „Die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis" etc., Wiesbaden 1904).

D Digestionskanal, *Lb* Leber, *Lg* Lunge, *Pc* Pankreas.

1) Vergl. hierüber meine öfters citirte Bursa-omentalis-Arbeit (BROMAN, 1904) Figg. 645—650, p. 564.

weise dadurch unmerklich wird, dass ein Recessus pneumato-hepaticus gleichzeitig und von derselben Stelle aus cranialwärts vordringt. Dass die Lunge, wenn sie bei ihrer Verlängerung caudalwärts in die Region des einfachen Recessus hepato-mesenterico-entericus herabkommt, das craniale Ende desselben durch secundäre Verwachsung in den zwei mehrerwähnten Recessen theilen sollte, finde ich weniger wahrscheinlich.

Die anfangs sehr kurze craniale Blindtasche des Recessus hepato-mesenterico-entericus verlängert sich in den folgenden Stadien (Stadien 46—48) beträchtlich, und zwar in dreierlei Weise: 1) wahrscheinlich durch actives Vordringen der Höhle zwischen früher adhärenten Organpartien; 2) durch besonders starkes Längenwachsthum der angrenzenden Organe und 3) durch die oben erwähnte Caudalwärtsverschiebung der cranialen Hiatusbegrenzung. Der Hiatus communis der Mesenterialrecesse wird hierbei absolut kleiner.

In späteren Entwickelungsstadien verschmelzen wahrscheinlich die beiden cranialen Recesszweige mit einander, denn beim erwachsenen *Ceratodus* findet man an der betreffenden Stelle nur eine einfache Tasche, deren craniale Spitze unmittelbar caudalwärts von der Einmundungsstelle der Lunge in den Digestionskanal liegt (Textfig. 45, p. 626). Während derselben Entwickelungsperiode verschwindet der Recessus pancreatico-entericus, und der Lobus venae cavae hepatis verlängert sich colossal (vergl. Textfig. 44 u. 46). — Der Hiatus communis der vereinigten Mesenterialrecesse streckt sich in Stadium 48 vom caudalen, freien Rande des Omentum minus (oder der Porta hepatis) zum caudalen Ende des Lobus venae cavae. Bei der oben erwähnten colossalen Verlängerung dieses Leberlappens wird natürlich auch die von demselben begrenzte Recessöffnung entsprechend verlängert. Der Hiatus wird hierbei so gross (etwa 90 mm lang), dass er kaum mehr als solcher zu erkennen ist, und die in derselben Höhe gelegene Recesspartie sieht nicht wie eine Recessbildung, sondern mehr wie eine Partie der grossen Bauchhöhle aus.

Die craniale, auf dem Querschnitt allseitig geschlossene Recesspartie ist bei erwachsenen Exemplaren von *Ceratodus* bloss 15 mm lang. Nur diese Partie bildet eine eigentliche Tasche, welche medialwärts von dem kurzen Omentum minus (Textfig. 45 u. 46 *O. min*), lateralwärts von dem den Lobus venae cavae an die Lunge fixirenden Nebengekröse (Textfig. 46 *Ng*), dorsalwärts vom Digestionskanal und der medio-cranialen Lungenpartie und ventralwärts von der Leber begrenzt wird.

Die oben beschriebene, beim erwachsenen *Ceratodus* persistirende Recessbildung ist der menschlichen Bursa omentalis theilweise gleichzustellen. Der Einfachheit halber können wir sie auch bei *Ceratodus* so benennen. Zu bemerken ist aber, dass bei *Ceratodus* 1) keine craniale Recesspartie abgeschnürt wird und dass 2) hier keine der menschlichen Bursa omenti majoris analoge Tasche persistirt.

Die Lunge, welche in Stadium 48 nur in der Höhe der cranialen Leberhälfte zu sehen ist (vergl. Textfig. 42 u. Fig. 59, Taf. XLIII), verlängert sich in späteren Entwickelungsstadien ungeheuer, so dass beim erwachsenen *Ceratodus* das caudale Lungenende fast das caudale Ende der Bauchhöhle erreicht. Die Lunge wächst hierbei zuerst in das den Lobus venae cavae dorsalwärts fixirende Nebengekröse hinein; und wenn sie die caudale Grenze dieses Gekröses erreicht hat, wächst sie noch ein langes Stück caudalwärts, und zwar wahrscheinlich in dem Inneren des dorsalen Mesenteriums. In dieser Hypothese finde ich eine befriedigende Erklärung für die sonst merkwürdige Thatsache, dass beim erwachsenen *Ceratodus* das in Stadium 48 dünn ausgezogene dorsale Mesenterium (Textfig. 26, p. 615) durch eine breite dorsale Anheftung (Textfig. 53) des Darmes an die in der dorsalen Bauchwand liegenden Lunge ersetzt worden ist. Wahrscheinlich wurde das dorsale Mesenterium zuerst vollständig als Lungenserosa verwendet und bei der starken transversalen Vergrösserung der Lunge zu der dieses Organ zuletzt einschliessenden dorsalen Bauchwand dislocirt.

Denkbar wäre aber auch, dass die Lunge, nachdem sie die caudale Grenze des Nebengekröses erreicht hat, in die dorsale Bauchwand direct hineinwächst und von hier aus bei ihrer transversalen Vergrösserung das dorsale Mesenterium in oben erwähnter Weise umwandelt. Dass es der Darm selbst sein

könnte, welcher bei seiner Dickenzunahme zu der Verstreichung des membranartigen Mesenterium dorsale führen könnte, ist auch nicht ganz in Abrede zu stellen, obwohl — meiner Meinung nach — weniger wahrscheinlich.

Betreffs der cranialen Lungenpartie kann ich dagegen mit Bestimmtheit behaupten, dass sie zuerst in das membranartige Nebengekröse hineinwächst und erst secundär bei ihrer starken Dickenzunahme in die dorsale Körperwand zu liegen kommt. Die dorsale Partie des Nebengekröses verstreicht hierbei vollständig als solches, und nur die ventrale Partie desselben persistirt als das, den Lobus venae cavae hepatis an die Lunge fixirende Leberligament.

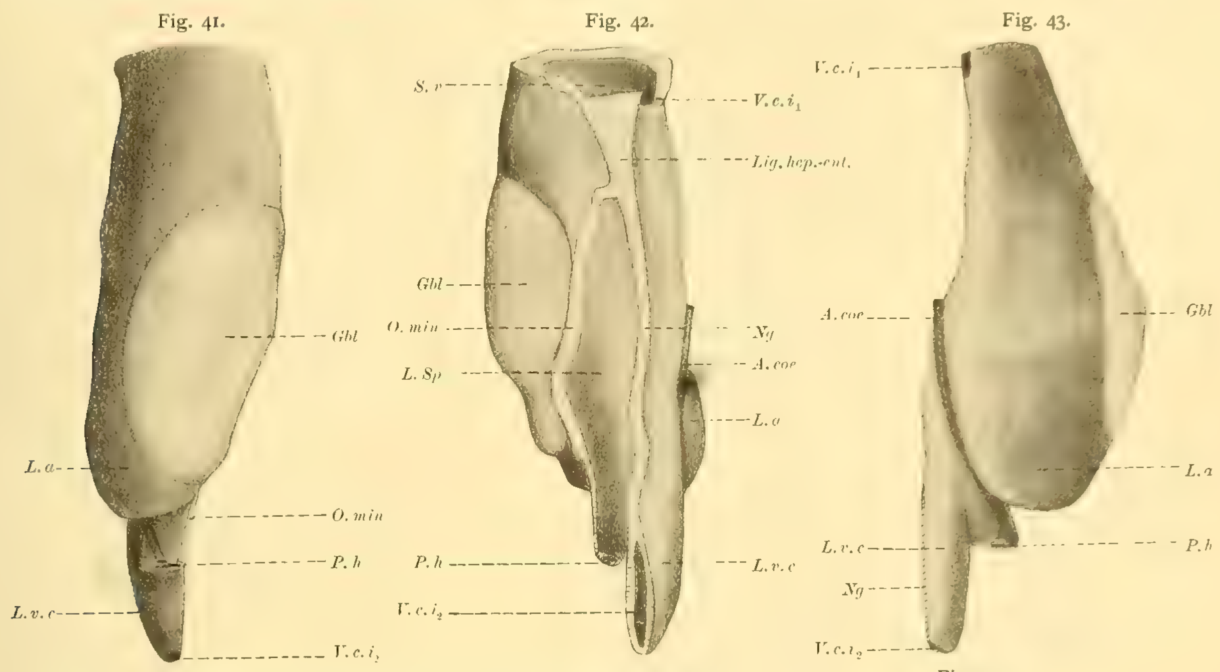
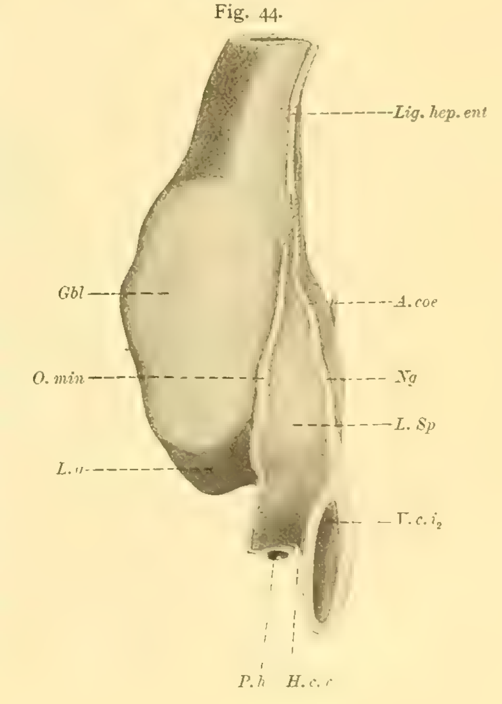


Fig. 41—44. Reconstructionsmodell der Leber eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium $47^1/_2$. Fig. 41 von der ventralen, Fig. 42 von der dorsalen, Fig. 43 von der rechten und Fig. 44 von der linken Seite gesehen. 50 : 1.

A. coe Arteria coeliaca, *Gbl* Gallenblase, *H. c. r* Hiatus communis recessuum (= Foramen Winslowi), *L. a* Lobus anterior (Hauptlappen), *L. Sp* Lobus Spigeli, *L. v. c* Lobus venae cavae (Nebenlappen), *Lig. hep-ent* Ligamentum hepato-entericum (= Mesenterium ventrale), *Ng* Nebengekröse, *O. min* Omentum minus, *P. h* Porta hepatis, *S. v* Sinus venosus, $V. c. i_1$ Austrittsstelle und $V. c. i_2$ Eintrittsstelle der Vena cava inferior.



Die bei der ersten Mesenterialrecessbildung isolirte Mesenterialfalte, welche ich bis auf Weiteres mit dem indifferenten Namen Plica mesogastrica bezeichnet habe (Textfig. 18 *Pl. m*, p. 608), bildet ventralwärts die mesodermale Anlage des Lobus venae cavae hepatis und dorsalwärts die mesodermale Anlage der Lunge. Etwa gleichzeitig mit der Bildung des erwähnten Leberlappens entsteht auch die Vena cava inferior, deren caudales Ende sich (etwa im Stadium 46) mit der rechten Vena cardinalis in Verbindung setzt. Cranialwärts ist die Vena cava durch die rechte, dorsale Ecke der Leber (Textfig. 21, p. 614) bis zum Sinus venosus des Herzens zu verfolgen.

Mit Rücksicht darauf, dass die Plica mesogastrica später auch die Vena cava enthält, dagegen aber ausserdem keine Plica arteriae coeliacae aus sich hervorgehen lässt, würde man diese Falte auch mit dem Namen Plica venae cavae bezeichnen können. Von dem Hauptmesenterium bei der Recessbildung isolirt, trägt dieselbe Falte auch mit Berechtigung den Namen Nebengekröse.

Wie oben (p. 618) erwähnt, wird die ventrale ursprünglich mit der ventralen Körperwand intim verbundene Leberfläche nicht durch ein ventrales Vordringen der beiden primitiven Peritonäalhöhlen frei gemacht, sondern durch eine caudalwärts fortschreitende Erweiterung der hier schon unpaaren Pericardialhöhle. Daraus erklärt sich, dass ein Ligamentum falciforme hepatis bei *Ceratodus* nie gebildet wird. In dieser Höhe persistirt nur dorsalwärts von der Leber ein ventrales Mesenterium in Form eines Ligamentum hepato-entericum. Dieses Ligament ist cranialwärts einfach (Textfig. 42 *Lig. hep. ent*); caudalwärts geht es aber bald in zwei Ligamente über, welche die von der rechten primitiven Peritonäalhöhle ausgehende Recessbildung umfassen. Das laterale (rechte) von diesen dorsalen Leberligamenten ist das Nebengekröse (Textfig. 42 *Ng*); das mediale ist das Omentum minus (Textfig. 42 *O. min*). Die nächste Entstehungsursache dieser beiden Ligamente sehe ich in der erwähnten Recessbildung. Die Veranlassung hierzu ist phylogenetisch wahrscheinlich darin zu suchen, dass bei den Lungenfischen eine Vena cava inferior auftritt, deren

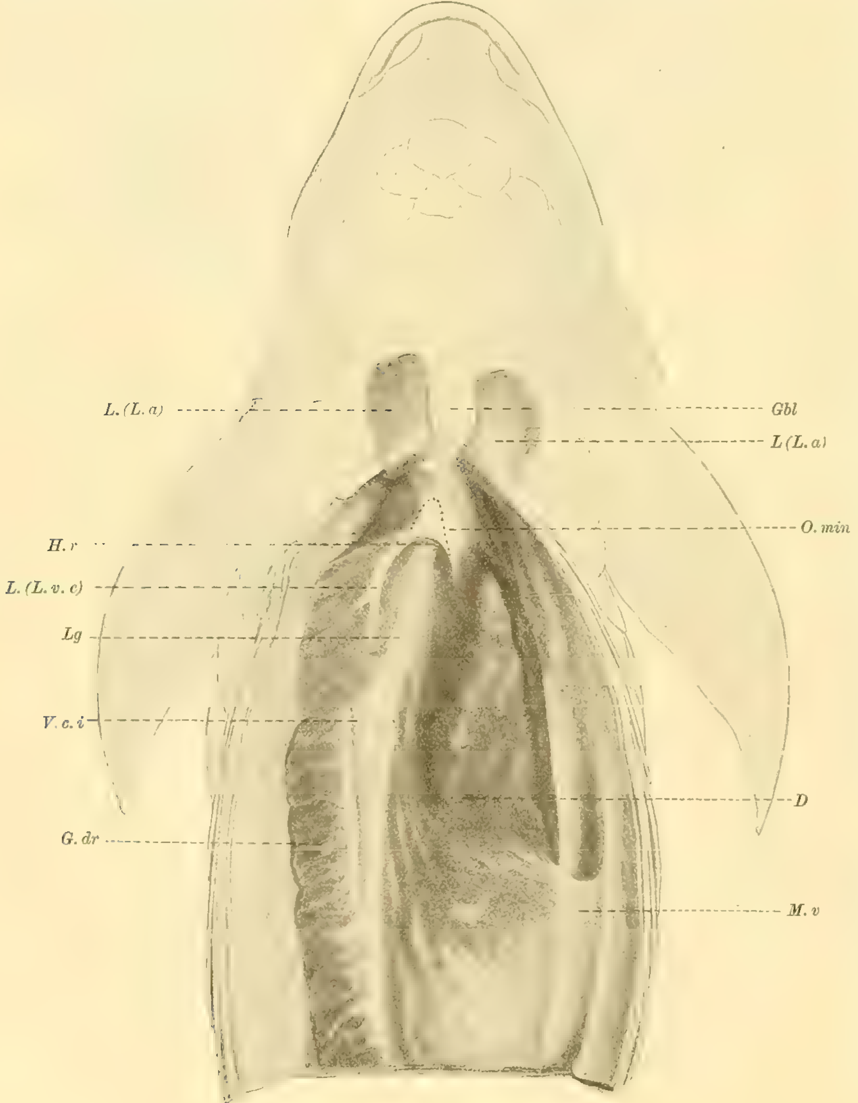


Fig. 45. Craniale Hälfte der Bauchhöhle eines erwachsenen *Ceratodus*. 5:12. Die ventrale Bauchwand ist durch einen Schnitt geöffnet worden, welcher cranialwärts in der Medianebene beginnt, caudalwärts aber einige Centimeter nach rechts abweicht. Die Schnittflächen sind stark von einander gezogen, wobei das ventrale Mesenterium (*M. v.*), welches etwa in der Medianebene liegt, nach links hin dislocirt wurde. Der Hauptlappen (Lobus anterior) der Leber [*L.* (*L. a*)] ist ventralwärts gezogen und cranialwärts umgebogen, so dass die dorsale Fläche dieses Leberlappens sichtbar geworden ist. Die Lage der cranialen auf einem Querschnitt allseitig geschlossenen Partie der Bursa omentalis ist durch + + + markirt.

D Darm, *Gbl* Gallenblase, *Gdr* rechte Geschlechtsdrüse, *Lg* durch das Nebengekröse durchschimmernde Lungenpartie, *L.* (*L. v. c*) Nebenlappen (Lobus venae cavae) der Leber mit einem durchschimmernden Vena-portae-Zweig, *O. min* Omentum minus, *V. c. i* Vena cava inferior, *H. r* craniale Grenze des Hiatus communis recessuum (Foramen Winslowi). Die caudale Grenze dieser Oeffnung ist in der Höhe des Verweisstriches *V. c. i* zu setzen.

Eingangsstelle einen dritten, stärker fixirten Punkt der Leber bildet. (Näheres hierüber siehe meine Arbeit: „Die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Recessbildungen bei den Wirbelthieren“, Wiesbaden 1904, p. 559—569.)

Von diesen dorsalen Leberligamenten ist das Omentum minus anfangs relativ lang (Textfig. 42 *O. min*); später wird es bei der starken Verlängerung des Lobus venae cavae und des Nebengekröses relativ sehr kurz (Textfig. 46 *O. min*).

Die caudale Leberfläche war ursprünglich mit dem Vorderdarm überall intim verbunden (Textfig. 29, p. 618). Schon in Stadium 46 (Textfig. 37, p. 622) sind indessen die lateralen Partien dieser Fläche vom Darme frei gemacht; und zuletzt bleibt von dieser grossen Adhärenzfläche nur die der Porta hepatis (das caudale Ende des Omentum minus) bestehen.

Cranialwärts geht in Stadium 47 das Ligamentum hepatoentericum in die breite, transversale Verwachsung der Leber mit der ventralen Vorderdarmwand über (Textfig. 42). Diese Verwachsung setzt sich bald ventralwärts um die ganze Peripherie des cranialen Leberendes fort (vergl. p. 619). Von dem so entstandenen Septum pericardiaco-peritonaeale wird die Leber bald theilweise isolirt (vergl. Textfig. 33 u. 35, p. 620); theilweise persistirt indessen diese Verbindung, das von mir so benannte Ligamentum coronarium hepatis bildend.

Von den ursprünglichen Verbindungen der lateralen Leberflächen mit den Körperwänden persistirt nur an der rechten Seite eine kleine Brücke, durch welche die Arteria coeliaca von der rechten Körperwand zur Leber und zum Darme herüberkommt. Ursprünglich lag diese Arterie caudalwärts von der Leber. Wenn diese sich aber vergrössert, und die caudale Lebergrenze hierbei caudalwärts verschoben wird, kommt die Leber bald in die Höhe der Arteria coeliaca herab. Diese Arterie schneidet nun bei der fortgesetzten Caudalwärtsverschiebung der caudalen Lebergrenze allmählich immer tiefer in die Lebersubstanz ein (vergl.

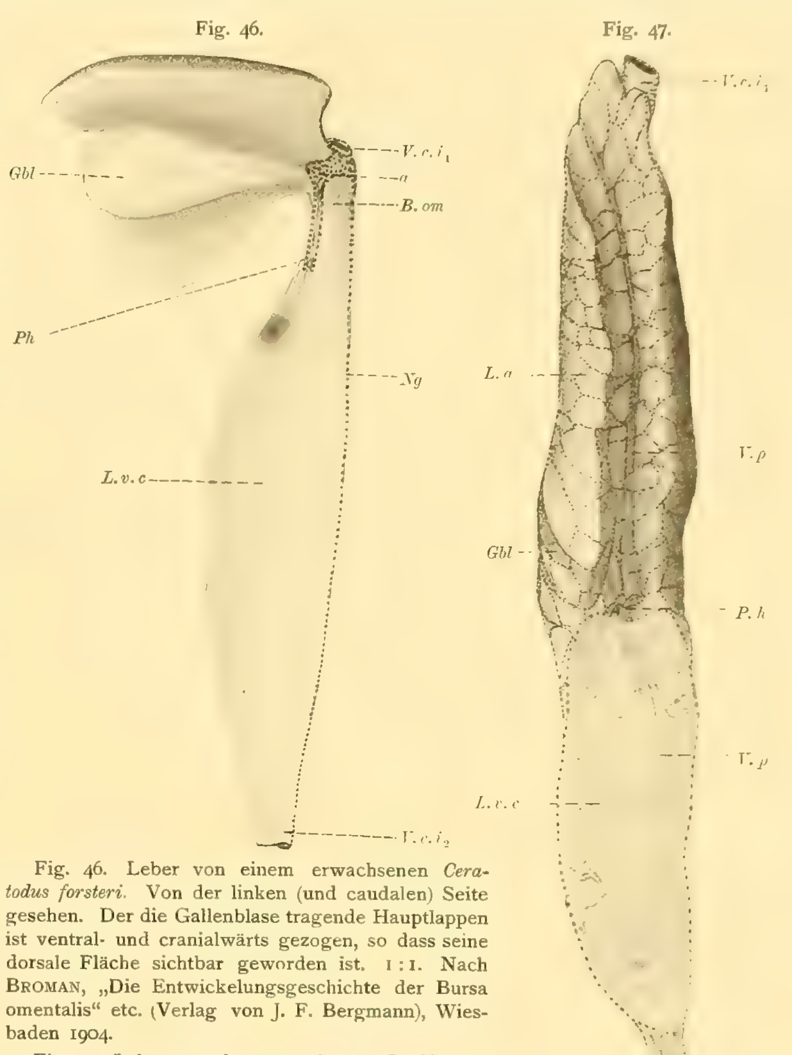


Fig. 46. Leber von einem erwachsenen *Ceratodus forsteri*. Von der linken (und caudalen) Seite gesehen. Der die Gallenblase tragende Hauptlappen ist ventral- und cranialwärts gezogen, so dass seine dorsale Fläche sichtbar geworden ist. 1 : 1. Nach Broman, „Die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis“ etc. (Verlag von J. F. Bergmann), Wiesbaden 1904.

Fig. 47. Leber von einer erwachsenen *Lepidosiren paradoxa*. Von der linken Seite gesehen. 1 : 1.

Die Schnittflächen sind schwarz punktirt. *a* craniale Begrenzung der Bursa omentalis (*B. om*), *Gbl* Gallenblase, *L. a* Lobus anterior (Hauptlappen), *L. v. c* Lobus venae cavae (Nebenlappen), *Ng* Nebengekröse, *P. h* Porta hepatis, $V. c. i_2$ Eintrittsstelle und $V. c. i_1$ Austrittsstelle der Vena cava inferior.

Textfig. 36, p. 622 u. 43, p. 625) und trennt so eine ventro-craniale Partie der Leber von einer dorso-caudalen Partie theilweise ab. Anfangs ist die von der Arteria coeliaca erzeugte Leberfurche auf die caudale Leberfläche beschränkt (Textfig. 36 u. 37). Allmählich wird aber die laterale, frei verlaufende Partie der Arterie stark descendent und schneidet dann auch in die rechte Leberfläche ein (Textfig. 43, p. 625; vgl. auch Textfig. 21—23, p. 614). Durch diese Furche, welche Sulcus arteriae coeliacae heissen mag, wird also die *Ceratodus*-Leber in zwei scharf getrennte Lappen getheilt, einen ventro-cranialen Hauptlappen und einen dorso-caudalen, rechtsseitigen Nebenlappen (Textfig. 43 u. 46). Der Hauptlappen oder Lobus anterior (von Günther u. A. weniger gut „Lobus superior" genannt) ist Träger der colossalen Gallenblase, welche anfangs median (Textfig. 36, p. 622), später asymmetrisch an der linken Seite (Textfig. 41, p. 625) und zuletzt wieder median (Textfig. 45 u. 46) liegt. Der Nebenlappen, Lobus lateralis oder besser Lobus venae cavae, ist noch in dem letzten von mir untersuchten Embryonalstadium verhältnissmässig klein (Textfig. 43 *L. v. c*). Erst in späteren Entwickelungsstadien vergrössert sich dieser Lappen so beträchtlich, dass er zuletzt den Hauptlappen an Masse übertrifft (vergl. Textfig. 44 u. 46).

Bemerkungswerth ist, dass der Sulcus arteriae coeliacae sich ventralwärts von der Porta hepatis in eine Furche an der caudalen Leberfläche fortsetzt. Daraus erklärt sich, dass die Porta hepatis und die caudale Partie des Omentum minus allmählich dazu kommen, dem Nebenlappen anzugehören (vergl. Textfig. 37, 43 u. 46).

Bei dem ältesten von mir untersuchten *Ceratodus*-Embryo (Stadium 48) findet man die paarigen caudalen Spitzen der Peritonäalhöhle an den Seiten der Kloakenöffnung (Textfig. 28, p. 615). Pori abdominales sind aber noch nicht gebildet.

Ueber die mesenterialen Verhältnisse bei den Fischen im Allgemeinen und speciell bei den Lungenfischen.

Das comparative Studium der Fischmesenterien wird dadurch erschwert, dass bei dieser Thierklasse verschiedene, besonders weitgehende secundäre Veränderungen der Mesenterien in der Ontogenie auftreten. Nur die comparative Embryologie kann also auf diesem Gebiet volle Klarheit geben.

Die Entstehung der Mesenterien ist so eng an die Bildung des Cöloms geknüpft, dass eine rationelle Beschreibung der Mesenterialentwickelung mit Nothwendigkeit auch die Cölombildung gleichzeitig behandeln muss.

Da nun das intraembryonale Cölom bei den Wirbelthieren — so viel wir bis jetzt wissen — ursprünglich paarig ist, so versteht sich von selbst, dass der Darm (und das Herz) sowohl dorsal- wie ventralwärts eine primäre Verbindung mit den betreffenden Körperwänden haben muss. Wenn wir also unter dem Namen „Mesenterium" nur eine Verbindung des Darmes mit der Körperwand (gleichgültig, ob diese Verbindung membranös ist oder nicht) verstehen wollen, können wir also Balfour's (1881) Hypothese acceptiren, dass alle Wirbelthiere in der Ontogenie ursprünglich sowohl ein dorsales als ein ventrales vollständiges Mesenterium besitzen.

Dieses ursprüngliche Verhältniss wird indessen im Allgemeinen sehr früh mehr oder weniger stark verändert:

1) durch Defectbildungen in den Mesenterien;
2) durch Recessbildungen, welche die Gekröse in Haupt- und Nebengekröse spalten;
3) durch secundäre Verwachsungen der schon freien Organpartien unter sich oder mit den Körperwänden, und

4) dadurch, dass membranöse Mesenterien in seröse Bekleidungen einwachsender Organe oder in die Serosa der Cölomwände umgewandelt werden.

Bei den meisten Wirbelthieren persistirt bekanntlich das dorsale Mesenterium; dagegen verschwindet das ventrale Mesenterium mehr oder weniger vollständig schon in sehr frühzeitigen Embryonalstadien.

Bei den Petromyzonten, bei den meisten Fischen und Amphibien wird indessen während der Embryonalzeit auch das dorsale Mesenterium mehr oder weniger defect. Unter allen Knorpelfischen soll nach HOWES (1890) nur *Hypnos* ein annähernd vollständiges dorsales Mesenterium besitzen. Auch bei diesem Thier giebt es indessen im dorsalen Mesenterium zwei Löcher, welche HOWES als secundäre Perforationsöffnungen deutet. [Betreffs des cranialen von diesen beiden Löchern bin ich indessen anderer Meinung. Ich glaube, dass das craniale Loch eher als ein persistirender Hiatus recessus mesenterico-enterici zu deuten ist. Wie ich neulich gezeigt habe (BROMAN, 1904, p. 550), entsteht nämlich bei Embryonen von nahe verwandten Thieren (*Torpedo*) an der betreffenden Stelle ein Mesenterialrecess, dessen Eingangsöffnung bei erwachsenen Selachiern persistiren kann. Vergl. die Abbildung von HOWES mit Fig. 634 meiner oben citirten Arbeit! Die von HOWES mit dem Namen „Arteria mesenterica anterior" bezeichnete Arterie ist wohl meiner Arteria coeliaca gleichzustellen.] — Jedenfalls ist aber bisher kein einziger Knorpelfisch bekannt, dessen Mesenterium dorsale ganz vollständig persistirt. — Von dem Mesenterium ventrale persistirt bei den Knorpelfischen nur das Ligamentum hepato-entericum („Omentum minus"); aber auch dieses Ligament ist bei vielen Selachiern defect.

Bei den Knochenfischen findet man nur selten ein vollständiges dorsales Mesenterium. Nach MECKEL (1829) soll ein vollständiges Mesenterium dorsale bei *Tetrodon mola* und *Lophius piscatorius* zu finden sein. Bei *Platessa vulgaris* C. giebt es ein vollständiges Mesenterium dorsale. Auch bei *Muraena anguilla* sind im dorsalen Mesenterium keine Defectbildungen zu finden. Es ist wohl anzunehmen, dass es noch mehr Fische [1]) giebt, bei welchen das dorsale Mesenterium vollständig persistirt, und es wäre der Mühe werth, festzustellen, bei welchen dies der Fall ist. Für comparativ-anatomische Untersuchungen betreffs der mesenterialen Verhältnisse würden nämlich Fische mit persistirenden Mesenterien sehr werthvoll sein.

Von einem Mesenterium ventrale findet man bei den meisten Knochenfischen nur cranialwärts zwischen Leber und Digestionskanal einen Rest, das Ligamentum hepato-entericum („Omentum minus"), welches indessen oft defect ist. — Die caudale Darmpartie ist nach RATHKE (1824) bei einigen wenigen Knochenfischen (bei den Salmonen mit Ausnahme von *S. Eperlanus* und *S. spirinchus*, bei *Perca fluviatilis* und bei *Clupea*) durch ein ventrales Mesenterium an die Bauchwand fixirt. Nach OWEN (1846) sollte ausserdem *Muraena* ein ventrales Mesenterium besitzen. Diese Angabe ist indessen betreffs *Muraena anguilla* unrichtig. Dagegen kann ich die Beobachtung von RATHKE betreffs der Existenz eines ventralen Mesenteriums bei *Salmo salar*, *Perca fluviatilis* und *Clupea harengus* (vergl. Textfig. 51 *Mv*) vollkommen bestätigen. Ebenfalls kann ich die Beobachtung von BALFOUR und PARKER (1882), dass bei *Lepidosteus osseus* ein ähnliches (caudales) Mesenterium ventrale existirt, bestätigen. Nach BÖHI (1904) persistirt indessen, wie erwähnt, bei *Salmo* nicht das ursprüngliche ventrale Mesenterium in diesem Bereich, sondern das definitive ventrale Mesenterium entsteht hier durch secundäre Verwachsung. Ob dasselbe mit dem definitiven ventralen Mesenterium der anderen erwähnten Fische der Fall ist oder nicht, muss durch weitere embryologische Untersuchungen klargestellt werden.

Schon bei den Selachiern tritt ein Mesenterialrecess auf, welcher — wie ich in der öfters citirten Arbeit (BROMAN, 1904) gezeigt habe — einem Theil der menschlichen Bursa omenti majoris gleichzustellen

1) OWEN (1846) giebt an, dass man ein vollständiges Mesenterium bei *Lepidosiren*, Plagiostomi und vielen anderen Fischen finden sollte; eine Angabe, die indessen, wenigstens theilweise, unrichtig ist.

ist. Eine ähnliche, caudalwärts gerichtete Mesenterialtasche findet man bei Embryonen von Knochenfischen (Forelle) wieder[1]). Ob es erwachsene Teleostier giebt, bei welchen dieser Mesenterialrecess persistirt, ist mir noch nicht bekannt[2]).

Secundäre Verwachsungen zwischen Bauchorganen und Bauchwänden scheinen bei den Teleostiern und den Ganoiden recht oft vorzukommen. Als solche secundäre Verwachsungen entstehen offenbar die

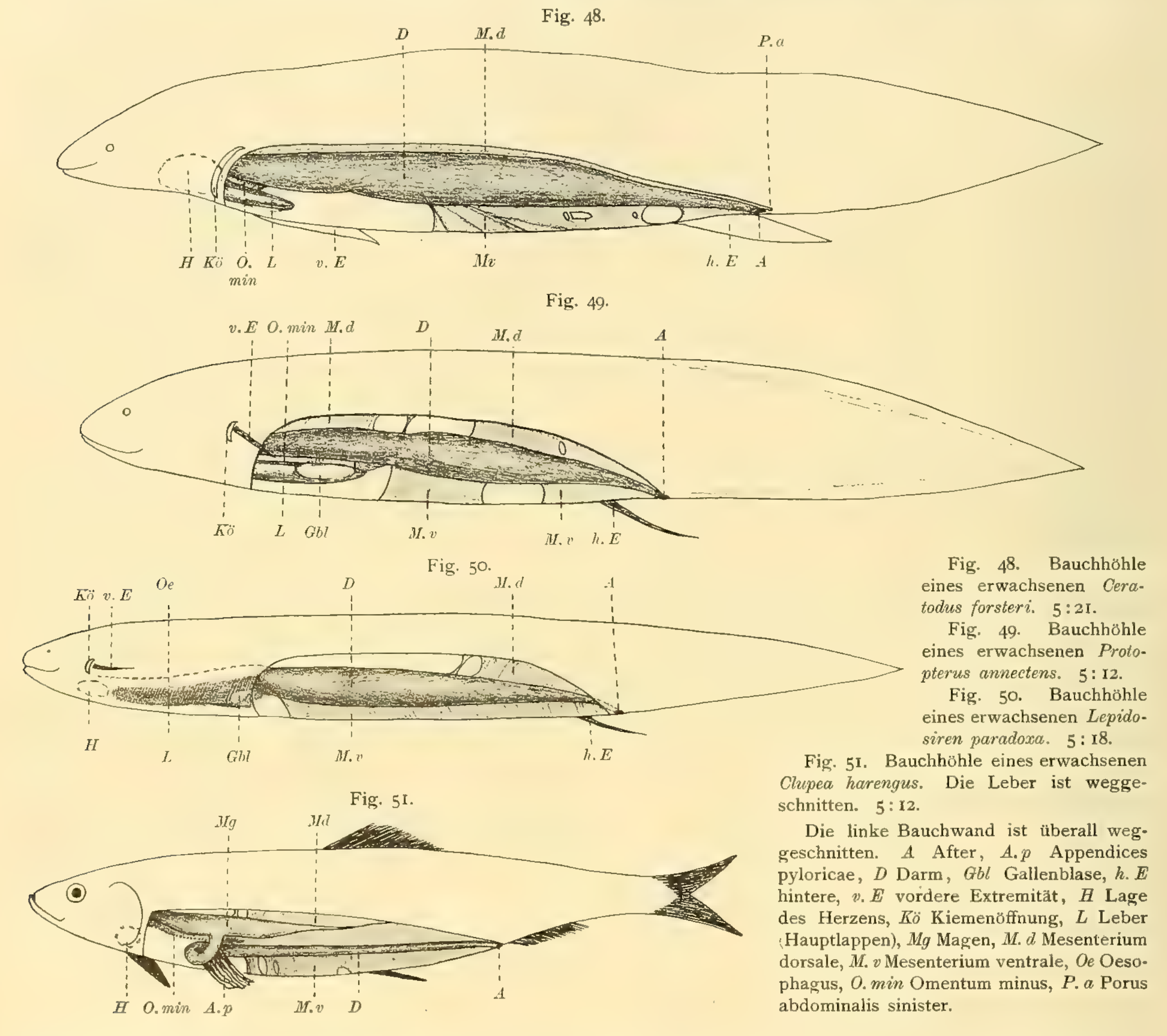


Fig. 48. Bauchhöhle eines erwachsenen *Ceratodus forsteri*. 5:21.

Fig. 49. Bauchhöhle eines erwachsenen *Protopterus annectens*. 5:12.

Fig. 50. Bauchhöhle eines erwachsenen *Lepidosiren paradoxa*. 5:18.

Fig. 51. Bauchhöhle eines erwachsenen *Clupea harengus*. Die Leber ist weggeschnitten. 5:12.

Die linke Bauchwand ist überall weggeschnitten. *A* After, *A.p* Appendices pyloricae, *D* Darm, *Gbl* Gallenblase, *h.E* hintere, *v.E* vordere Extremität, *H* Lage des Herzens, *Kö* Kiemenöffnung, *L* Leber (Hauptlappen), *Mg* Magen, *M.d* Mesenterium dorsale, *M.v* Mesenterium ventrale, *Oe* Oesophagus, *O.min* Omentum minus, *P.a* Porus abdominalis sinister.

meisten fadenförmigen Verbindungen zwischen der Leber, dem Darmkanal und den Bauchwänden bei den erwachsenen Karpfen. Schon Rathke (1824) hat die Entstehung dieser Fäden richtig aufgefasst. Dagegen hat sich Rathke (1824) geirrt, wenn er glaubte, dass die Entstehungsursache dieser Fäden in einem ursprünglichen vollständigen Mangel der Mesenterien zu suchen wäre (vergl. p. 587).

1) Zufälligerweise habe ich neulich in einer Arbeit von Laguesse (1890) über die Milzentwickelung eine kurze Beschreibung über die Mesenterialtasche bei Embryonen von *Acanthias* und *Trutta fario* gefunden. Laguesse fasst diese Bildung richtig als eine Peritonäalinvagination auf. Dagegen ist dieser Autor im Unrecht, wenn er die betreffende Tasche mit der ganzen Bursa omentalis der höheren Thiere homologisiren will.

2) Zwar sagt A. Günther (1880), dass „a broad, well-developed omentum" bei *Gobiesox cephalus* gefunden worden ist. Ob aber dieses „Omentum" eine Recessbildung enthält oder nicht, ist nicht aus dieser kurzen Angabe zu ersehen.

Unmittelbar nachdem der Dotter resorbirt worden ist, findet man nämlich auch bei Karpfenembryonen deutliche Mesenterien. Diese Beobachtung habe ich an einem etwa 6 mm langen Karpfenembryo gemacht. Bei diesem war ein kurzes dorsales Mesenterium überall deutlich zu sehen. Ventralwärts war der Darm theilweise vollständig frei, theilweise mit der ventralen Körperwand breit verbunden. Fadenförmige Verbindungen existirten noch nicht. Bei jüngeren Karpfenembryonen, deren Dotter grösstentheils noch nicht resorbirt war, war die Cölombildung (und hiermit auch die Mesenterien) nicht zu erkennen.

Es ist also anzunehmen, dass alle Fische, auch wenn ihnen im erwachsenen Zustande jede Spur eines Mesenteriums fehlt, ursprünglich ein solches gehabt haben.

Von den Lungenfischen hat *Ceratodus* constant ein vollständiges Mesenterium dorsale (Textfig. 48 u. 53 *M. d*). In seltenen Fällen findet man ein solches auch bei *Protopterus* (Ayers, 1885); bei diesem Thier ist indessen das dorsale Mesenterium im Allgemeinen mehr oder weniger defect (Textfig. 49 *M. d*). Bei *Lepidosiren* geht diese Zerstörung des dorsalen Mesenteriums noch weiter, indem nur caudalwärts eine kleine Partie desselben persistirt (Textfig. 50 *M. d*).

Dagegen persistirt bei *Lepidosiren* das ventrale Mesenterium am vollständigsten (vergl. Textfig. 48—50). Sowohl bei *Ceratodus* wie bei *Protopterus* findet man in diesem Mesenterium, wie es scheint constant, mehr oder weniger grosse Defectbildungen. — Im Querschnitte ist das ventrale Mesenterium bei *Protopterus* und *Lepidosiren* triangulär, d. h. es wird von zwei dicken Peritonäallamellen zusammengesetzt, welche ventralwärts zu einer gemeinsamen Insertionslinie an der Bauchwand convergiren, dorsalwärts aber divergiren und den Darm an verschiedenen Seiten treffen (Textfig. 54 *M. v*). Die zwischen den beiden Darminsertionslinien gelegene Darmpartie wird also ohne directe peritonäale Bekleidung. Der Zwischenraum zwischen den beiden Lamellen und der erwähnten Darmwandpartie wird von sehr lockerem, grossblasigem Bindegewebe ausgefüllt. Am cranialen, freien Rande des ventralen Mesenteriums und an den Grenzen der Defectbildung geht die linke Lamelle in die rechte direct über.

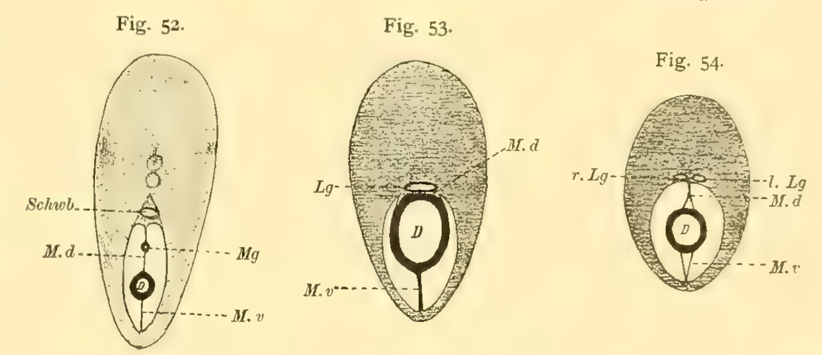


Fig. 52. Querschnitt von *Clupea harengus* (unmittelbar cranialwärts von der Rückenflosse). 5:6.
Fig. 53. Querschnitt von *Ceratodus forsteri*. Halbschematisch. Verkleinert.
Fig. 54. Querschnitt von *Lepidosiren paradoxa*. Halbschematisch. Verkleinert.
D Darm, *Mg* caudale Spitze des Magenblindsackes, *M. d* dorsales, *M. v* ventrales Mesenterium, *Lg* Lunge, *l. Lg* linke, *r. Lg* rechte Lunge, *Schwb* Schwimmblase.

Ganz anders verhält sich das ventrale Mesenterium bei *Ceratodus*. Hier liegen die beiden Peritonäallamellen mit einander in Contact und bilden — in derselben Weise, wie es im Allgemeinen die Mesenterien bei den Wirbelthieren thun — eine einheitliche Membran (Textfig. 53 *M. v*).

Das dorsale Mesenterium hat bei *Lepidosiren* im Querschnitt ein ähnliches, dreieckiges Aussehen wie das ventrale Mesenterium desselben Thieres (Textfig. 54). *Ceratodus* zeigt auch hier andere Verhältnisse: der Darm ist hier mit der in der dorsalen Bauchwand gelegenen Lunge breit verbunden (Textfig. 53). Dies ist um so mehr bemerkenswerth, da beim *Ceratodus*-Embryo ein membranöses Mesenterium dorsale existirt (Textfig. 26 u. 27, p. 615). Ueber die wahrscheinliche Ursache der Umwandlung dieses Mesenteriums vergl. das auf p. 624 Gesagte.

Wie schon erwähnt, entstehen bei *Ceratodus* an der rechten Seite des Mesenteriums verschiedene Recesse, welche Leber, Lunge und Pankreas vom Digestionskanal theilweise isoliren. Der Recessus pancreatico-entericus scheint durch die veränderten Relationen des Pankreas wieder unnöthig zu werden und verschwindet spurlos. Die cranial gerichteten Recesse verschmelzen dagegen und persistiren als eine Art „Bursa omentalis", welche der menschlichen Bursa omenti minoris + Bursa infracardiaca[1]) gleichzustellen ist. Diese Mesenterialbildung tritt in der ganzen Vertebratenserie zuerst bei *Ceratodus* auf und ist bei allen höheren Vertebraten wiederzufinden. Meiner Meinung nach ist dieses ein wichtiges Organisationsverhältniss, welches von der nahen Verwandtschaft der Dipnoer mit den Amphibien Zeugniss ablegt, und welches den schon von SEMON (1901 : 2) zusammengestellten zahlreichen Verwandtschaftsbeweisen dieser Thiergruppen anzureihen ist.

Bei *Protopterus* ist wahrscheinlich eine ähnliche „Bursa omentalis" wie bei *Ceratodus* zu finden. Das von mir untersuchte Exemplar war indessen in dieser Gegend geschädigt, so dass ich mich hierüber nicht ganz bestimmt äussern kann. — Dagegen giebt es beim erwachsenen *Lepidosiren* keine Spur einer solchen Bursa. Die Leber ist nämlich fast überall nicht nur mit den Körperwänden, sondern auch mit dem Digestionskanal breit verbunden. Ob diese Verbindung aber primär oder secundär ist, können nur ontogenetische Untersuchungen entscheiden.

Ganz exceptionell in der ganzen Wirbelthierontogenie würde es aber sein, wenn diese Verbindungen der Leber primär wären. Solchenfalls würden wir in *Lepidosiren* ein merkwürdiges Ausnahmethier gefunden haben, bei welchem die Hauptpartie der Leber nie von Cölom umgeben werden sollte, und bei welchem die Pericardialhöhle nie mit den Anlagen der Bauchhöhle communiciren sollte. Wenn man aber die Regelmässigkeit bedenkt, mit welcher die Cölombildung bei allen Wirbelthieren in ihren Hauptzügen fortschreitet, ist eine solche Annahme sehr befremdend. Als wahrscheinlich erübrigt also — bis hierüber embryologische Untersuchungen vorliegen — nur anzunehmen, dass die Cölombildung bei *Lepidosiren* in hauptsächlich derselben Weise wie bei *Ceratodus* vor sich ging, und dass die definitiven, abweichenden Verhältnisse bei *Lepidosiren* durch secundäre Verwachsung der Leber entstanden sind. Es ist also meiner Meinung nach bis auf Weiteres anzunehmen, dass die grosse Verwachsungsfläche der *Lepidosiren*-Leber der bei *Ceratodus* stattfindenden Verwachsung des cranialen Leberendes gleichzustellen ist. In beiden Fällen wird durch die Verwachsung die definitive Pericardialhöhle von der Bauchhöhle getrennt. Bei *Ceratodus* (und wohl auch bei *Protopterus*) entsteht durch Vermittelung dieser Verwachsung eine membranartige Scheidewand, die Membrana pericardiaco-peritonealis; bei *Lepidosiren* wird die Trennung dieser Höhlen durch die Hauptpartie der Leber selbst bewirkt.

Wenn aber jemals die ventrale Fläche der *Lepidosiren*-Leber von der ventralen Bauchwand durch Cölom befreit war, so ist, glaube ich, auch anzunehmen, dass beim *Lepidosiren*-Embryo eine „Bursa omentalis" existirt, welche die Leber vom Darme isolirt und gleichzeitig mit dem Hauptcölom (in derselben Höhe) zu Grunde geht.

Bei dem von mir untersuchten *Lepidosiren*-Exemplar streckte sich die Leber bis zur caudalen Pericardialhöhlenwand. Ich hebe dies hier besonders hervor, weil HYRTL (1845) eine andere Angabe hat (vergl. p. 592). Von eigentlichen Leberligamenten kann man natürlich bei *Lepidosiren* nicht sprechen. Bei *Protopterus* scheinen die Leberligamente sich ähnlich wie bei *Ceratodus* verhalten. Bei diesen Thieren giebt es: 1) ein kurzes Ligamentum hepato-entericum („Omentum minus"); 2) ein langes Nebengekröse, welches den Lobus venae cavae hepatis an die Lunge fixirt, und 3) ein Ligamentum coronarium

1) Vergl. hierüber meine öfters citirte Arbeit (BROMAN, 1904), p. 186.

hepatis, welches das craniale Leberende mit dem Septum pericardiaco-peritoneale verbindet. Ein Ligamentum falciforme hepatis existirt nicht und hat wenigstens in der *Ceratodus*-Ontogenie auch nie existirt (vergl. p. 597 u. 618).

Die Differenzirung der Leber in einem die grosse Gallenblase tragenden Lobus anterior und in einem Lobus venae cavae (Textfig. 46 u. 47, p. 627) ist bei *Ceratodus* am weitesten geführt. Den ersten Anstoss zur Abgrenzung der beiden Lappen scheint beim *Ceratodus*-Embryo die von der rechten Seite her kommende Arteria coeliaca zu geben (vergl. Textfig. 37 u. 43, p. 622 u. 625). Ich finde es aber wahrscheinlich, dass das Einschneiden dieser Arterie in die Leber nicht die einzige Ursache zu der erwähnten Lappenabgrenzung ist. Denn auch ventral und links von der Porta hepatis entsteht eine lappentrennende Furche. Bei *Protopterus* und *Lepidosiren* ist die Grenze ber beiden Leberlappen nur undeutlich markirt. Zu bemerken ist, dass die Form des Lobus anterior hepatis und die Lage der Gallenblase beim erwachsenen *Protopterus* und beim *Ceratodus*-Embryo vom Stadium $47^1/_2$—48 grosse Uebereinstimmung zeigen; was wohl darauf hindeutet, dass die Leberform bei *Protopterus* als die phylogenetisch ältere zu betrachten ist. Die *Ceratodus*-Leber ist mit anderen Worten wohl als eine höhere Entwickelungsform zu betrachten. Die Form der *Lepidosiren*-Leber stimmt am meisten mit derjenigen der *Protopterus*-Leber überein.

In Uebereinstimmung mit Ehlers (1895) konnte ich bei *Lepidosiren* keinen Abdominalporus entdecken. Die oben citirte Aeusserung von Carus (1868—1875) muss also unrichtig sein; vielleicht ist sie nur durch eine leicht erklärliche Verwechslung der Namen (*Protopterus* und *Lepidosiren*) hervorgerufen. — Von Interesse ist, dass die Abdominalporen des *Ceratodus* erst in einem sehr späten Entwickelungsstadium entstehen. Bei den ältesten von mir untersuchten Embryonen (Stadium 48) waren diese Poren noch nicht gebildet. Ob sich aber hieraus etwas über das phylogenetische Alter und die Bedeutung dieser in vielen Beziehungen räthselhaften Bildungen schliessen lässt, will ich dahingestellt sein lassen.

Ueber die nächsten Ursachen der Cölombildung beim Ceratodus-Embryo und über die Ursachen der Cölombildung im Allgemeinen.

Wie schon Semon (1901) beschrieben hat, entstehen die von mir so benannten primitiven Peritonäalhöhlen in der Höhe der Vornieren und bleiben eine Zeit lang auf dieses relativ kleine Gebiet beschränkt. Mir ist es darum sehr verdächtig, dass wir in der Secretion dieser Drüsen die nächste Ursache zu suchen haben, dass sich die beiden Blätter der Seitenplatten hier so früh von einander trennen.

Weiter caudal- und ventralwärts dringen die beiden Peritonäalhöhlen erst dann hervor, wenn der Darmkanal sein definitives, einfaches Lumen und einen digerirbaren Inhalt bekommt. Um aber diesen Inhalt — mag er aus Dotterdetritusmasse bestehen oder von aussen her eingenommen sein — digeriren zu können, muss wohl der Darm anfangen, peristaltische Bewegungen zu machen. Durch diese werden meiner Meinung nach die Verbindungen zwischen Somato- und Splanchnopleura aufgelockert, und die Peritonäalhöhlen nehmen darum in sehr kurzer Zeit ihre definitive Ausdehnung an.

In ähnlicher Weise giebt, glaube ich, das Herz durch seine Pulsationen dazu Anlass, dass die ventralwärts von ihm gelegenen Mesodermalblätter von einander getrennt werden. Ebenfalls sehe ich in den Bewegungen des Herzens, welches zu dieser Zeit mit der Leber breit verbunden ist, die Ursache dazu, dass die Pericardialhöhle sich secundär caudalwärts stark vergrössert und hierbei nicht nur die Leber, sondern auch eine Partie des Hinterdarmes von der ventralen Bauchwand isolirt.

Als die nächsten Ursachen der Cölombildung beim *Ceratodus*-Embryo betrachte ich also:

1) die Herzbewegungen, 2) die Vornierensecretion, 3) die Darmbewegungen.

Ich könnte diese Ansicht vorsichtiger auch folgendermaassen ausdrücken: In der *Ceratodus*-Ontogenie bedient sich die Natur der drei oben erwähnten mechanischen Hülfsmittel, um die Körperhöhlen auszubilden.

Ich bin nämlich weit davon entfernt, behaupten zu wollen, dass wir in diesen drei Momenten die ursprünglichen Ursachen der Cölombildung überhaupt zu suchen haben sollten.

Ein ähnliches, zwischen den beiden Mesodermblättern entstandenes Cölom (= „secundäre Körperhöhle“ oder „Deuterocöl“) existirt bekanntlich nicht nur bei den Vertebraten, sondern auch bei vielen Evertebraten (z. B. bei gewissen Würmern, Echinodermen und Mollusken). Bei den letztgenannten hat nach Ernst Ziegler (1898) das Cölom immer eine excretorische Function. Bei gewissen Evertebraten ist das Cölom aber ausserdem Genitalhöhle, d. h. die Cölomwand producirt die Geschlechtszellen. Bei anderen sind die Genitalhöhlen vom Cölom getrennt. Die Möglichkeit, dass bei den letztgenannten Thieren diese Höhlen in der Phylogenie ursprünglich dem Cölom angehörten und secundär von diesem abgeschnürt wurden, ist indessen nicht auszuschliessen.

Ich meinestheils finde es — nach unseren bisherigen Kenntnissen betreffs der Cölombildungen der Evertebraten zu urtheilen — sehr wahrscheinlich, dass das Cölom in der Phylogenie ursprünglich ein Genitalorgan, ein Excretionsorgan oder beides war. (Welche von diesen beiden Functionen die primäre und welche die secundäre war, darf wohl noch nicht als endgültig festgestellt betrachtet werden.) — Ich kann aber nicht umhin, hervorzuheben, dass das Cölom auch sehr früh eine freimachende Bedeutung für bewegliche Organe (Herz und Darmkanal) bekommt. So findet man z. B. sehr früh in der Evertebratenserie, dass das Cölom in Form einer Pericardialhöhle auftritt, was nicht nur für die Fortbewegung des Excretes, sondern meiner Meinung nach auch für die unbehinderte Bewegung des Herzens von grossem Nutzen sein kann.

Bis auf Weiteres möchte ich also die phylogenetische Entwickelung des Cöloms folgendermaassen skizziren:

Das Cölom war ursprünglich eine an der Körperoberfläche mündende Höhle, deren Wände Geschlechtszellen producirten und ausserdem eine excretorische Function hatten. Bald bekam aber das Cölom auch eine isolirende Function für bewegliche Organe (z. B. für Herz und Darm).

In höheren Entwickelungsstadien wurde eine kleine Partie der Höhlenwand für die Geschlechtsfunction und eine andere Partie derselben für die excretorische Function speciell reservirt. So entstanden mehr concentrirte Geschlechtsdrüsen und Nieren (einschliesslich Vornieren und Urnieren), und die grösste Partie des Cöloms behielt nur die secundäre Function, bewegliche Organe frei zu machen.

Die isolirende Bedeutung des Cöloms scheint besonders bei den Wirbelthieren von Wichtigkeit zu sein. Hier entstehen nämlich auf relativ späten Entwickelungsstadien vom Cölom aus Recessbildungen, welche sicher eine isolirende Function haben (vergl. meine Arbeit: „Die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis etc., p. 559) und wohl ursprünglich nie eine andere Function hatten. Dagegen können solche Recessbildungen später andere Functionen bekommen (z. B. „Omentum majus“ der Säugethiere).

Ergebnisse.

Die Hauptresultate meiner Untersuchung fasse ich zuletzt in folgenden Thesen zusammen:

1) Beim *Ceratodus*-Embryo von Semon's Stadium 30 entsteht die erste Anlage des definitiven Cöloms in Form von paarigen Pericardialhöhlen (Textfig. 1 *Pch*, p. 601).

2) Im Stadium 34 verschmelzen diese zu einer Höhle, indem das Mesocardium ventrale grösstentheils verschwindet (Textfig. 2 *Pch*, p. 601).

3) Im letzterwähnten Stadium entstehen dorsalwärts vom Darme zwei primitive Peritonäalhöhlen.

4) Diese communiciren ursprünglich weder unter sich noch mit der Pericardialhöhle (vergl. Fig. 6, p. 603).

5) Die mittlere Partie der in den Stadien 30—37 mit der ventralen Vorderdarmwand überall breit verbundenen Herzanlage (Textfig. 1 u. 2 *H*, p. 601) beginnt im Stadium 38 sich von dieser Darmwand freizumachen. So entsteht zuerst in dieser Höhe ein dünnes Mesocardium dorsale (Textfig. 5 *Mc. d*, p. 603), welches in Stadium 40 zu Grunde geht (Textfig. 7, p. 603). Nach dieser Zeit bleibt bei *Ceratodus* die mittlere Herzpartie auf dem Querschnitte allseitig frei.

6) Caudalwärts ist das Herz ursprünglich mit der Leberanlage breit verbunden (Textfig. 8, p. 603). Von dieser Verbindung persistirt diejenige des Herzvorhofes; dagegen befreit sich die Herzkammer im Stadium 47 von der Leber (Textfig. 34 u. 35, p. 620).

7) Im Stadium 45 dringt bei *Ceratodus* die primitive Pericardialhöhle weit caudalwärts herab und isolirt hierbei sowohl die Leber wie die unmittelbar caudalwärts von der Leber gelegene Darmpartie vollständig von den Körperwänden (vergl. Textfig. 29 u. 30, p. 618).

8) Ein Ligamentum falciforme hepatis existirt nie in der *Ceratodus*-Ontogenie, weil die Pericardialhöhle ventralwärts vom Sinus venosus als eine unpaare Höhle caudalwärts vordringt (Textfig. 15 bis 17, p. 608).

9) Dorsal vom Sinus venosus dringt dagegen die Pericardialhöhle mit paarigen Abtheilungen caudalwärts. Zwischen diesen beiden Abtheilungen persistiren die Mesenterien (Fig. 16, p. 608).

10) Die caudalen Prolongationen (sowohl die ventrale, unpaare wie die dorsalen, paarigen) der Pericardialhöhle verbinden sich im Stadium 45 mit den beiden primitiven Peritonäalhöhlen (vergl. Fig. 17, p. 608). Von diesem Stadium ab können wir also beim *Ceratodus*-Embryo von einer gemeinsamen Körperhöhle (Pericardiaco-pleuro-peritonäalhöhle) sprechen.

11) Diese einheitliche Körperhöhle findet sich beim *Ceratodus*-Embryo nur in den Stadien 45—47. Durch secundäre Verwachsung dorsalwärts zwischen dem Sinus venosus und der Vorderdarmwand, ventral- und lateralwärts zwischen dem cranialen Leberende und den Körperwänden wird nämlich im Stadium 48 die definitive Pericardialhöhle von der definitiven Bauchhöhle (Pleuro-peritonäalhöhle) vollständig getrennt (vergl. Textfig. 30, 32—35, p. 618—620).

12) Die Communicationen zwischen den dorsalen Prolongationen der Pericardialhöhle und den primitiven Peritonäalhöhlen finden nicht an den cranialen Spitzen der letztgenannten Höhlen statt, sondern etwas weiter caudalwärts. Daraus erklärt sich, dass der Vorderdarm in der betreffenden Höhe nicht nur ein Mesenterium dorsale und ein Mesenterium ventrale, sondern auch zwei Mesenteria lateralia besitzt (Textfig. 16 *Ml*, p. 608).

13) Diese lateralen Mesenterien verschwinden als solche bei der secundären Verwachsung, welche zur oben erwähnten Trennung der definitiven Körperhöhlen führt.

14) Das dorsale Mesenterium ist im Stadium 38 als eine breite dorsale Verbindung zwischen der in der Vornierenhöhe gelegenen Darmpartie und der dorsalen Bauchwand zu erkennen (Textfig. 6, p. 603). Vom Stadium 41 ab wird dieses Mesenterium absolut schmäler (vergl. Textfig. 6 u. 9). Erst in den Stadien 46 bis 47 dringen die Peritonäalhöhlen caudalwärts bis zum After hervor. Gleichzeitig erhält der ganze Darmkanal ein Mesenterium dorsale (Textfig. 19, 20, p. 611 und Textfig. 26—28, p. 615).

15) Dieses Mesenterium wird im Stadium 48 membranartig ausgezogen (Textfig. 26 u. 27, p. 615), um in späteren Entwickelungsstadien wieder in eine breite und kurze Verbindung umgewandelt zu werden (vergl. Textfig. 26 u. 53, p. 631).

16) Caudalwärts von der Stelle, wo die ventrale, unpaare Prolongation der Pericardialhöhle aufhörte, bleibt die Peritonäalhöhle paarig (Textfig. 26—28). Gleichzeitig mit den oben erwähnten, starken Vergrösserung der beiden Peritonäalhöhlenabtheilungen in caudaler Richtung dringen diese (in den Stadien 46 u. 47) auch ventralwärts hervor und isoliren so den Darmkanal von der lateralen und grösstentheils auch von der ventralen Körperwand. Nur in der Medianebene persistirt ventralwärts die Verbindung, das definitive Mesenterium ventrale bildend (Textfig. 19, 20, 26, 27). Bei *Ceratodus* ist dieses Mesenterium also — im Gegensatz zu dem definitiven Mesenterium ventrale bei *Salmo salar* (nach Böhi) — eine primäre Bildung.

17) Dieses Mesenterium ventrale des *Ceratodus* wird schon im Stadium 48 membranartig ausgezogen (Textfig. 26 u. 27) und persistirt in dieser Form (Textfig. 53, p. 631).

18) Die secundären Perforationsöffnungen, welche in dem Mesenterium ventrale des erwachsenen *Ceratodus* zu finden sind (Textfig. 48, p. 630), entstehen erst in einem späten Entwickelungsstadium; noch im Stadium 48 sind sie nicht gebildet.

19) Beim *Ceratodus*-Embryo vom Stadium 44 entsteht an der rechten Seite des Darmes eine cranialwärts blind endigende Peritonäaltasche (Recessus hepato-mesenterico-entericus), welche ventralwärts eine Leberpartie und dorsalwärts eine Mesenterialfalte, die Plica mesogastrica, vom Darme isolirt (Textfig. 10—12, p. 606).

20) Im Stadium 46 entsteht von der caudalen Partie des Recessus hepato-mesenterico-entericus aus ein caudalwärts blind endigender Recess, Recessus pancreatico-entericus, welcher eine Partie des Pankreas vom Darme isolirt (Textfig. 25, p. 614).

21) In Stadium 47 entsteht ebenfalls von dem Recessus hepato-mesenterico-entericus aus, aber weiter cranialwärts ein neuer Recess, Recessus pneumato-entericus, welcher eine Partie der Lunge vom Darme isolirt (Textfig. 21 u. 22, p. 614).

22) Von diesen Recessen (Textfig. 40, p. 623) verschwindet der Recessus pancreatico-entericus wieder. Die anderen Recessbildungen persistiren dagegen und bilden eine Art „Bursa omentalis" (Textfig. 45, p. 626), welche der menschlichen Bursa omenti minoris + Bursa infracardiaca (Broman, 1904) gleichzustellen ist.

23) Im Stadium 46 wächst die Leber caudalwärts in die Plica mesogastrica hinein (vergl. Textfig. 18 u. 24, p. 608 u. 614). Diese in der Plica mesogastrica sich entwickelnde Leberpartie bildet den noch im Stadium 48 relativ sehr kleinen, später sich colossal vergrössernden Lobus venae cavae hepatis (vergl. Textfig. 36—39, p. 622; 41—44, p. 625; 46, p. 627).

24) Etwa gleichzeitig mit dem Lobus venae cavae hepatis entsteht die Vena cava als eine anfangs kleine Lebervene, welche sich im Stadium 46 mit der rechten Vena cardinalis in Verbindung setzt.

25) Gleichzeitig mit der ersten Anlage des Recessus hepato-mesenterico-entericus ist etwas caudalwärts von der Leberhöhe die Arteria coeliaca (Textfig. 12 *A. coe*, p. 606) als ein gerade nach rechts und ventralwärts verlaufendes Gefäss zu erkennen. Diese Arterie entsteht als eine Fortsetzung einer rechten Glomerulusarterie, welche zur rechten Körperwand und von hier aus zur rechten Darmwand übergeht.

26) Wenn die Leber sich nachher stark caudalwärts vergrössert, kommt sie bald — vom Stadium 46 ab — in die Höhe der Arteria coeliaca herab, und diese Arterie schneidet dann in die Leber ein, eine tiefe Leberfurche (Sulcus arteriae coeliacae) veranlassend (Textfig. 36, 37, p. 622; 43, p. 625). Gleich-

zeitig wird die anfangs transversal verlaufende Arterie stark descendent (vergl. Textfig. 38 u. 43; 12, p. 606; 34, p 620).

27) Ventralwärts von der Porta hepatis setzt sich (in den Stadien 47 u. 48) der Sulcus arteriae coeliacae nach links an der caudalen Leberfläche in eine frontale Furche fort, welche zusammen mit dem Sulcus arteriae coeliacae die Grenze zwischen dem Lobus venae cavae und dem Lobus anterior hepatis scharf markirt. Bei der Entstehung der oben erwähnten linken Fortsetzung des Sulcus arteriae coeliacae, wird die Porta hepatis, welche im Stadium 46 etwa an der Grenze der beiden Leberlappen lag (Textfig. 36, p. 622), allmählich zum Lobus venae cavae herüber verschoben (Textfig. 41—44, p. 625; 46, p. 627).

28) Die ursprünglich überall adhärente *Ceratodus*-Leber wird bei der Ausbildung der definitiven Körperhöhlen bald sowohl von den Körperwänden wie auch vom Darme grösstentheils frei. Von den dorsalen Leberverbindungen persistiren nur zwei longitudinale Ligamente, das Ligamentum hepato-entericum oder Omentum minus (Textfig. 42 *O. min.*, p. 625; 46, p. 627) und das vom Hauptgekröse durch die Recessbildung isolirte Nebengekröse (Textfig. 42 u. 46 *Ng*). Von der breiten Verbindung der caudalen Leberfläche mit dem Darme persistirt nur der die Porta hepatis mit dem Darme verbindende, caudale Rand des Omentum minus. — Von der Verbindung der Leber mit der ventralen bezw. mit den lateralen Körperwänden persistirt nur die fadenförmige Verbindung, welche die Arteria coeliaca einschliesst (Textfig. 41—44, p. 625).

29) Das Septum pericardiaco-peritonaeale (Textfig. 34 u. 35, p. 620) entsteht bei *Ceratodus* dadurch, dass nach der Schliessung der definitiven Pericardialhöhle (vergl. These No. 11) das Bindegewebe der cranialen Leberfläche sich relativ stark vermehrt und von der Leber theilweise isolirt wird. Die persistirende Verbindung der Leber mit dem Septum pericardiaco-peritonaeale bildet das von mir so benannte Ligamentum coronarium hepatis.

30) Die Gallenblase der *Ceratodus*-Leber liegt im Stadium 46 median (Textfig. 36 *Gbl*, p. 622), im Stadium $47^1/_2$ und 48 an der linken Seite des Lobus anterior hepatis (Textfig. 41 u. 44, p. 625). In späteren Entwickelungsstadien nimmt sie wieder eine mediane Lage (in der Mitte des Lobus anterior) ein (Textfig. 45 u. 46, p. 627).

31) Die Form der embryonalen *Ceratodus*-Leber vom Stadium $47^1/_2$ oder 48 stimmt mehr mit der entwickelten *Protopterus*-Leber als mit der entwickelten Leber des *Ceratodus* überein.

32) Der Hiatus bursae omentalis wird beim *Ceratodus*-Embryo zuerst absolut kleiner (vergl. Fig. 58 u. 61, Taf. XLIII), um in späteren Entwickelungsstadien wieder bei der starken Verlängerung des Lobus venae cavae colossal vergrössert zu werden (vergl. Textfig. 44, p. 625 und 46, p. 627).

33) Nachdem die embryonale Lunge des *Ceratodus* von den Mesenterialrecessen erreicht worden ist, verlängert sie sich caudalwärts zuerst in der dorsalen Partie des Nebengekröses; wenn sie das caudale Ende dieses Gekröses erreicht hat, setzt sie ihr Längenwachsthum entweder im dorsalen Mesenterium oder in der dorsalen Körperwand weiter fort. Bei der Breitenzunahme der Lunge wird dieses Organ später vollständig in der dorsalen Körperwand eingebettet. Hierbei verschwinden als solche die dorsale Partie des Nebengekröses (Textfig. 23, p. 614) und das membranöse dorsale Mesenterium (vergl. Textfig. 26, p. 615 und 53, p. 631).

34) Die Pori abdominales des *Ceratodus* sind noch im Stadium 48 nicht entwickelt.

35) Bei dem von mir untersuchten *Lepidosiren*-Exemplar existirte kein Porus abdominalis. (In Uebereinstimmung mit EHLERS, 1895; entgegen CARUS, 1868—1875.)

36) Die von HYRTL (1845) gegebene Beschreibung der *Lepidosiren*-Mesenterien ist unrichtig (in Uebereinstimmung mit EHLERS, 1895). Das von ihm (HYRTL) so benannte „rechtsseitige Parietalgekröse“

ist als ein Kunstproduct zu betrachten. In der betreffenden Region giebt es kein Cölom, und folglich auch kein Mesenterium. Dagegen ist die von HYRTL gegebene Beschreibung eines Mesenterium dorsale der caudalen Darmpartie (wie Textfig. 50, p. 630 zeigt) richtig.

37) Nicht nur bei *Lepidosiren*, sondern auch bei *Protopterus* ist das (caudale) ventrale Mesenterium im Querschnitte dreieckig (vergl. Textfig. 54).

38) Die, wie es scheint, vollständig vergessene Angabe von RATHKE (1824), dass die caudale Darmpartie bei *Clupea harengus* und *Perca fluviatilis* ein Mesenterium ventrale besitzt, ist richtig (vergl. Textfig. 51, p. 630; 52, p. 631). Dagegen ist die Angabe von OWEN (1846), dass sich bei *Muraena* ein ähnliches Mesenterium finden sollte, unrichtig.

39) Auch bei den Karpfen werden ursprünglich Mesenterien gebildet.

40) Bei dem von mir untersuchten *Lepidosiren*-Exemplar streckte sich die Leber bis zur caudalen Pericardialhöhlenwand (entgegen HYRTL, 1845).

41) Die Thatsache, dass bei *Ceratodus* ein cranialwärts gerichteter, taschenförmiger Recess, der Recessus hepato-mesenterico-entericus an der rechten Seite des Mesenteriums auftritt, deutet, in Verbindung mit den von SEMON (1901 : 2) zusammengestellten Verwandtschaftsbeweisen, auf eine nahe Verwandtschaft zwischen den Lungenfischen und den Amphibien hin. Denn, so viel wir bis jetzt wissen (vergl. BROMAN, 1904), existirt ein homologer Recess nicht bei den anderen Fischordnungen, ist aber bei den Amphibien und bei allen höheren Wirbelthieren constant wiederzufinden.

42) In der *Ceratodus*-Ontogenie bedient sich die Natur bei der Ausbildung der Körperhöhlen wahrscheinlich der folgenden, mechanischen Hülfsmittel: A. der Herzbewegungen, B. der Vornierensecretion und C. der Darmbewegungen.

43) Obgleich es nach unseren jetzigen Kenntnissen über die Cölombildung der Evertebraten anzunehmen ist, dass das Cölom ursprünglich ein Genitalorgan, ein Excretionsorgan oder beides war, ist jedoch nicht zu verkennen, dass schon bei den Evertebraten das Cölom sehr früh eine isolirende Function für bewegliche Organe bekommt, eine Function, welche bei den höheren Thieren offenbar zu der Hauptaufgabe des Cöloms wird.

Literaturverzeichniss.

AYERS, HOWARD (1885), Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoer. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. XVIII (N. F. Bd. XI), Heft 3, p. 479, Jena.

BALFOUR, F. M. (1881), Handbuch der vergleichenden Embryologie. Aus dem Englischen übersetzt von VETTER, Bd. II, p. 561, Jena.

BALFOUR, F. M., and PARKER, W. N. (1882), On the structure and development of *Lepidosteus*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Vol. CLXXIII, Part II, London.

BISCHOFF, L. M. (1840), Description anatomique du *Lepidosiren paradoxa*. Traduit de l'allemand par HUBOTTER. Annales des Sciences naturelles, 2. Série, T. XIV, Zoologie, Paris.

BLUNTSCHLI, H. (1903), Der feinere Bau der Leber von *Ceratodus forsteri*, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Histologie der Fischleber. SEMON's Zoologische Forschungsreisen etc., Bd. I, Lief. IV, Jena.

BÖHI, U. (1904), Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Leibeshöhle und der Genitalanlage bei den Salmoniden. GEGENBAUR's Morphologisches Jahrbuch, Bd. XXXII, p. 505, Leipzig.

BROMAN, IVAR (1904), Die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Recessbildungen bei den Wirbelthieren, Wiesbaden.

CARUS, C. G. (1834), Lehrbuch der vergleichenden Zootomie, Bd. II, p. 464, Leipzig.

CARUS, J. V. (1868—1875), Handbuch der Zoologie, Bd. I, p. 504, Leipzig.

CUVIER, GEORGES (1838), Leçons d'anatomie comparée, T. II, p. 423, Bruxelles.

CUVIER et VALENCIENNES (1828), Histoire naturelle des poissons, T. I, p. 507, Paris.

EHLERS, E. (1895), Zur Kenntniss der Eingeweide von *Lepidosiren*. Nachrichten von der Königl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. Math.-phys. Klasse, Göttingen.

GEGENBAUR, CARL (1901), Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. II, Leipzig.

GÜNTHER, ALB. (1872), Description of *Ceratodus*, a genus of Ganoid Fishes, recently discovered in rivers of Queensland, Australia. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Vol. CLXI, Part II, London.

— (1880), An Introduction of the study of Fishes, Edinburgh, p. 132.

HOCHSTETTER (1902), Die Entwickelung des Blutgefässsystems [des Herzens nebst Herzbeutel und Zwerchfell, der Blut- und Lymphgefässe, der Lymphdrüsen und der Milz in der Reihe der Wirbelthiere]. In HERTWIG's Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbelthiere, Jena, IV. u. V. Lief.

HOWES, G. B. (1890), On the visceral anatomy of the Australian Torpedo (*Hypnos subnigrum*), with especial reference to the suspension of the Vertebrate alimentary canal. Proceedings of the scientific Meetings of the Zoological Society of London, 1890, p. 669.

HUXLEY, T. H. (1876), Contributions to Morphology. Ichthyopsida, No. 1. On *Ceratodus forsteri*, with observations on the classification of Fishes. Proc. Zool. Soc. London, p. 24.

HYRTL, JOSEPH (1845), *Lepidosiren paradoxa*. Abhandl. der K. böhm. Ges. d. Wiss., V. Folge, Bd. III, Prag.

KERR, J. GRAHAM (1900), The external features in the development of *Lepidosiren paradoxa* FITZ. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Vol. CXCII, p. 299.

— (1902), The development of *Lepidosiren paradoxa*. Part II. With a Note upon the corresponding stages in the development of *Protopterus annectens*. Quarterly Journal of Microscopical Science, N. S. Vol. XLV, p. 1, London.

LAGUESSE, E. (1890), Recherches sur le développement de la rate chez les poissons, Thèse, Paris.

MARGÓ, THEODOR (1895), Studien über *Ceratodus*. Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie der Dipneusten. (Vorl. Mitth.) Mathematische u. Naturwissenschaftliche Berichte aus Ungarn, Bd. XII, p. 195.

MECKEL, J. F. (1829), System der vergleichenden Anatomie, Bd. IV, p. 219, Halle.

MONRO, ALEXANDER (1782), Versuch einer vergleichenden Anatomie. In MONRO's „Sämmtliche Werke praktischen und chirurgischen Inhalts". Aus dem Englischen übersetzt, p. 571, Leipzig.

NATTERER, JOHANN (1840), *Lepidosiren paradoxa*, eine neue Gattung aus der Familie der fischähnlichen Reptilien. Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte, Bd. II, p. 165, Wien.

NEUMAYER, L. (1904), Die Entwickelung des Darmkanales, von Lunge, Leber, Milz und Pankreas bei *Ceratodus forsteri*. SEMON's Zoolog. Forschungsreisen, Bd. I, Lief. 4, Jena.

OWEN, RICHARD (1840), Description of the *Lepidosiren annectens*. Transactions of the Linnean Society of London, Vol. XVIII, Part III, London.

— (1846), Lectures on the comparative anatomy and physiology of the vertebrate animals, Part I, Fishes, London.

PARKER, W. N. (1892), On the anatomy and physiology of *Protopterus annectens*. Transactions of the Royal Irish Academy, Vol. XXX, Part III, Dublin.

RATHKE, HEINRICH (1824), Ueber den Darmkanal und die Zeugungsorgane der Fische. Beiträge zur Geschichte der Thierwelt, II. — Schriften der Naturforschenden Gesellschaft zu Danzig, Bd. I, Heft 3, Halle.

— (1827), Bemerkungen über den inneren Bau des Querders (*Ammocoetes branchialis*) und des kleinen Neunauges (*Petromyzon planeri*). Beiträge zur Geschichte, der Thierwelt, IV. — Schriften der Naturforschenden Gesellschaft zu Danzig, Bd. II, Heft 2, p. 89, Halle.

— (1830), Ueber den Mangel des Gekröses bei *Syngnathus Ophidion*. MECKEL's Archiv f. Anat. u. Phys., Leipzig p. 439.

— (1837), Zur Anatomie der Fische, II. J. MÜLLER's Arch. f. Anat., Phys. u. wissensch. Med., Berlin.

— (1862), Vorträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, Leipzig, p. 70.

SEMON, RICHARD (1901), Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des *Ceratodus forsteri*. In KEIBEL's Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere, Heft 3, Jena.

— (1901/2), Ueber das Verwandtschaftsverhältniss der Dipnoer und Amphibien. Zool. Anzeiger, Bd. XXIV, p. 180 Leipzig.

STANNIUS, HERMANN (1854), Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Erstes Buch: Die Fische, p. 201, 2. Aufl., Berlin.

STRAHL, H., und CARIUS, F. (1889), Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Herzens und der Körperhöhlen. Archiv f. Anat. u. Phys., Anat. Abth.

WAGNER, RUDOLPH (1834), Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Bd. I, p. 120, Leipzig.

WIEDERSHEIM, ROBERT (1902), Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, Jena.

ZIEGLER, HEINRICH ERNST (1898), Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verhandl. d. Deutschen Zool. Gesellschaft, Leipzig.

Die Entwickelung der Kopfhöhlen und des Kopfmesoderms bei Ceratodus forsteri.

Von

E. H. Gregory.

Mit 23 Figuren im Text.

In der Abhandlung „Die Furchung und Entwickelung der Keimblätter bei *Ceratodus forsteri*" hat Herr Professor SEMON (1) die Entwickelung des Mesoderms bis zu jenem Zeitpunkt behandelt, wo die erste Andeutung einer Segmentirung desselben in Erscheinung tritt.

Ich danke dem liberalen Entgegenkommen von Herrn Professor SEMON die Erlaubniss, an seinem werthvollen Materiale jene Entwickelungsvorgänge einem eingehenden Studium unterziehen zu dürfen, welche, an die oben erwähnten Entwickelungsstadien anschliessend, im Kopfgebiete von *Ceratodus* zur Ausbildung typischer Kopfhöhlen führen.

Im Stadium $23^1/_2$ nach SEMON (2) sind unter der noch offenen Medullarplatte in der Mitte der Embryonalanlage Mesoderm und Chorda bereits wohldifferenzirt, und es lässt sich eine verdickte, median gelegene Partie von den schmalen, sich allmählich verjüngenden Seitenplatten abgrenzen. Diese begrenzen die primitive Darmanlage von der Seite.

Verfolgt man die Serie in oraler Richtung, so zeigen Querschnitte, dass die Chorda sich allmählich im Dache des Urdarmes verliert, die medialen Grenzen des Mesoderms verschwinden, und dieses erscheint schliesslich in Form von seitlichen Verdickungen des Urdarmdaches.



Fig. 1. Querschnitt durch die Kopfregion von *Ceratodus forsteri* im Stadium $23^1/_2$ unmittelbar vor der Ohrregion. *chp* Chordaplatte, *md* Medullarplatte, *mes* Mesoderm, *ud* Urdarm, v_1 und v_2 Vorbuchtungen des Urdarmes.

So gestaltet giebt der in Textfig. 1 abgebildete Querschnitt die Verhältnisse im Bereiche unmittelbar vor der Ohrregion des Stadiums $23^1/_2$ wieder.

Hier erscheint die Urdarmhöhle (*Ud*) als ein breiter Spalt, dessen Boden vom Dotter und dessen Seiten von grossen Cylinderzellen gebildet werden, die direct dem Ektoderm anliegen.

Da, wo die Seitenwände in das Dach des Urdarmes übergehen, nehmen die Zellen rasch an Höhe ab und können bis an eine paarige leistenförmige Verdickung verfolgt werden, die in Textfig. 1 als gegen das Lumen gerichtete Höcker (v_1 und v_2) erscheinen.

Zwischen diesen, mit genügender Sicherheit erkennbaren Vorsprüngen resp. Wülsten des Darmdaches ist ein median gelegener Abschnitt zu sehen, der aus einem doppelter Zelllager besteht und dicht an die Medullarplatte heranreicht.

An die paarigen Verdickungen (v_1 und v_2) des Darmdaches schliesst sich lateral und dorsal beiderseits je eine Zellmasse an (*mes*), die in dem Raum zwischen Medullarplatte, Ektoderm und Urdarmwand ein-

gekeilt liegt. Diese Zellmassen stehen direct im Zusammenhang mit dem Urdarmdach, sind aber seitlich und ventral durch einen ziemlich tief einschneidenden Spalt von der Darmwand abgesondert.

In der in Textfig. 1 wiedergegebenen Querebene liegen die Zellmassen (*mes*) in mächtiger Ausdehnung vor; verfolgt man die Serie aber oralwärts, so nehmen dieselben rasch in allen Durchmessern ab und erscheinen schliesslich im vordersten Bereiche des Urdarmes nur mehr als schwache Verdickungen des Darmdaches.

Verfolgt man die Serie (Stadium $23^1/_2$) caudalwärts, so sieht man den medianen Abschnitt des Darmdaches continuirlich in Chorda übergehen, während die lateralen Zellmassen ihre directe Fortsetzung im postotischen und Rumpf-Mesoderm finden.

Die oben erwähnten Wülste (v_1 und v_2) entstammen dem Urdarmdache und sind in ihrer ganzen Ausdehnung solide Zellmassen. An keiner Stelle besteht irgendwie ein Hinweis darauf, dass die Entwickelung des Mesoderms auf dem Wege der Evagination vom Urdarm aus erfolgt.

Unmittelbar an diesen Embryo anschliessende Stadien fehlen mir, und ich gebe in der folgenden Textfig. 2 den schiefgelegten Sagittalschnitt durch ein erheblich älteres Stadium (26—27 nach Semon) wieder.

Das Medullarrohr (*md*) ist bereits in seiner ganzen Ausdehnung von dem Ektoderm abgelöst, nur an einer einzigen Stelle hat sich der Zusammenhang desselben mit dem äusseren Keimblatt noch erhalten: diese Stelle liegt am oralen Pol und etwas dorsal vom Frontalende der Embryonalanlage. Hier gehen die Zellen des Medullarrohres resp. Hirns direct in das Ektoderm über; es ist hier jene von Kupffer u. A. beschriebene Stelle wiederzufinden, wo noch der letzte Zusammenhang zwischen Hirn und Ektoderm besteht.



Fig. 2. Sagittalschnitt (schief-median) durch einen *Ceratodus*-Embryo im Stadium 26—27. *kd* Kiemendarm, *md* Medullarrohr, *um* unsegmentirtes Mesoderm, urw_1, urw_2 Urwirbel, *pd* präoraler Darm, *vd* ventrales Darmlumen.

Die weite Darmhöhle (*kd*) theilt sich oral in ein dorsal und ventral gerichtetes Lumen. Dieses entspricht dem zuerst von Semon (2) und in der Folge von Neumayer (3) beschriebenen charakteristischen ventralen Darmlumen von *Ceratodus*; jenes ist die oral sich verjüngende Kopfdarmhöhle, die, dorsal gerichtet, in innigen Contact tritt mit dem Ektoderm, das an dieser Stelle und etwas dorsal davon eine plakodenähnliche Verdickung zeigt. Die ektodermale Zellplakode schiebt sich mit caudal gerichteter Spitze zwischen Hirn und Kopfdarm ein und entspricht ihrer Lage und ihrem späteren Schicksale nach jener Bildung, die Untersuchungen auch bei anderen Wirbelthieren als Hypophysenanlage kennen gelehrt haben.

Der Kopfdarm verjüngt sich dorsal und oralwärts in Form eines keilförmigen Spaltes (*pd*), und dieser Abschnitt des dorsalen Darmlumens ist es, welcher Kupffer's (4) präoralem Darm zu homologisiren ist.

Zwischen präoralem Darm (*pd*) und ventralem Darmlumen (*vd*) schiebt sich ein caudal vorspringendes Zellpolster der oralen Darmwand ein, das ebenso wie das Ektoderm an dieser Stelle eine napfförmige Einsenkung aufweist: in jenem ist der erste Hinweis des sich abschnürenden Kopfes resp. Kopfdarmes gegeben. Aber so wie im eben beschriebenen Stadium sind die Verhältnisse nicht immer. Bei einem etwas jüngeren, aber leider nicht sehr gut erhaltenen Embryo erstreckt sich der als präoraler Darm gedeutete Abschnitt des Kopfdarmes weiter dorsal zwischen Hirn und Ektoderm und schiebt sich bis unmittelbar an jene Stelle vor, wo Hirn und Ektoderm noch in Zusammenhang stehen. Es kommen dadurch Bilder zu Stande, wie sie analog von Hoffmann (5), Neal (6), Platt (7) und Dohrn (8) bei *Acanthias* beschrieben wurden.

Der in Textfig. 2 abgebildete Schnitt trifft das vordere Ende des Embryos in der Medianebene, geht aber caudal durch die Urwirbelanlagen, deren Zahl in dem vorliegenden Stadium 13—14 Paar beträgt.

Der letzte, d. h. vorderste Urwirbel (*urw*$_1$) ist caudal scharf gegen den folgenden abgegrenzt, geht aber oral ununterbrochen in einen Streifen eines sich oral verjüngenden Gewebes über, das als unsegmentirtes Mesoderm der Kopfregion (*um*) zu deuten ist.

Dieser letzte Urwirbel (*urw*$_1$) zeigt an einigen Schnitten (auch in Textfig. 2 angedeutet) eine charakteristische kleine Höhle, die sich auf einigen Präparaten in Form eines Spaltes oralwärts in das unsegmentirte Mesoderm des Kopfes erstreckt. Begrenzt wird dieser Spalt dorsal und ventral durch eine Lage cubischer Zellen, die direct in die Zellen des vordersten Urwirbels übergehen.

Aber der Uebergang des unsegmentirten Mesoderms in diesen vordersten Urwirbel erfolgt nicht ganz ohne jede Marke. Es ist, wie das auch Textfig. 2 deutlich zeigt, im caudalen Abschnitt des unsegmentirten Mesoderms eine dorsale und ventrale Furche zu sehen, die das vordere Ende des 1. Urwirbels gegen das unsegmentirte Kopfmesoderm abgegrenzt erscheinen lässt.

Verfolgt man das unsegmentirte Kopfmesoderm oralwärts, so werden die Zellen, die um den oben erwähnten Spalt gelegen sind, unregelmässig in Form und Lage und gehen schliesslich an der mit * bezeichneten Stelle (Textfig. 2) in das Dach des Urdarmes über. An dieser Stelle geht das Dach des Urdarmes in das des primitiven Darmes über; dieses wird von grossen cylindrischen Zellen gebildet, die ziemlich unvermittelt in die unregelmässigen, polygonalen und dotterreichen Zellen des Urdarmdaches übergehen.

Die Textfig. 3 giebt einen Querschnitt durch den Kopf eines *Ceratodus*-Embryos im Stadium 26$^1/_4$ unmittelbar vor der Chordaanlage wieder. Die weit ausgedehnte Kopfdarmhöhle (*pd*) wird ventral von den Dotterelementen begrenzt, die lateral in cylindrische, mehr und mehr dotterarme Zellen übergehen. Die Seitenwände der Kopfdarmhöhle liegen dem Ektoderm unmittelbar an, das an dieser Stelle (*pk*) eine plakodenartige Verdickung zeigt.

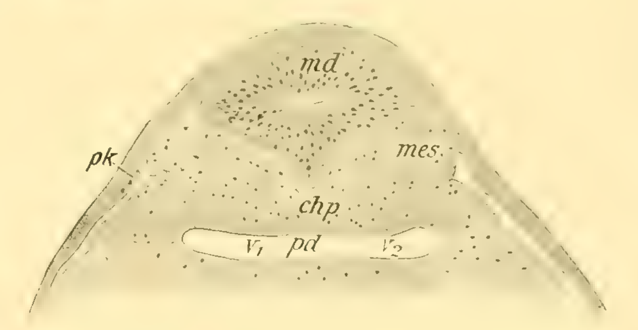


Fig. 3. Querschnitt durch den Kopf vor der Chorda im Stadium 26$^1/_4$. *ch* Chordaplatte, *md* Medullarrohr, *mes* Mesoderm, *pd* präoraler Darm, *pk* epitheliale Plakode, v_1 und v_2 Wülste des Darmdaches.

Von besonderem Interesse sind die Verhältnisse am Dache des Kopfdarmes. Hier zeigt die mittlere Partie eine einfache Lage von cubischen Zellen, die sich in Form eines wenig dorsal gerichteten Zapfens gegen den Boden des Hirnrohres erheben. Diese mediane Erhebung geht lateral in das Darmdach über, das auch hier deutlich die auf p. 643 und 644 beschriebenen Wülste (v_1, v_2 der Textfig. 1) erkennen lässt.

Das Mesoderm präsentirt sich in Form von zwei mächtigen, ungefähr dreieckigen Massen (*mes*), die in den Raum zwischen Darmrohr, Hirnanlage und Ektoderm eingelagert sind.

Am dorsalen und lateralen Rande zeigen diese Mesodermmassen eine Lage von regelmässig angeordneten, cubischen Zellen, während die übrigen Abschnitte desselben von weniger regulären Zellformen gebildet werden. Nicht in allen Schnitten findet sich eine so scharfe Trennung des Mesoderms vom Darmdach, wie das Textfig. 3 zeigt, aber es existirt allenthalben eine gewisse Anordnung der Zellelemente, die diese Sonderung mehr minder andeutungsweise erkennen lässt.

Gegen die Medianlinie hin nehmen die Mesodermmassen (*mes*) rasch an Höhe ab und treten in Kontakt mit der oben beschriebenen sich dorsal gegen das Hirndach leicht erhebenden Kuppe des Darmdaches (*chp*). Verfolgt man die Serie caudalwärts, so zeigt es sich, dass diese die mediane Partie bildenden Zellen direct mit der Chordaanlage in Verbindung stehen, während die mächtigen, lateralen Mesodermmassen (Textfig. 3 *mes*) dort, wo die Chorda anfängt, und weiter caudal mehr und mehr an Dicke abnehmen. Dabei nehmen dieselben aber an Flächenausdehnung zu, indem sie auf beiden Seiten die Darmwand überwuchern und zwischen dieser und dem Ektoderm ventralwärts vorwachsen: das heisst mit anderen Worten, das Rumpfmesoderm — Somiten sowohl wie Seitenplatten — findet seine directe Fortsetzung im Kopfmesoderm. So deckt denn im ganzen Chordabereiche zu dieser Zeit das Mesoderm — Seitenplatte — die Seitenwand des Darmkanales. Es bildet aber dabei keine einheitliche Masse, sondern wird gerade in der Höhe des vordersten Chordabereiches von der Darmwand unterbrochen, die hier, dorsolateral ausgebuchtet, mit dem Ektoderm in Berührung kommt. Dadurch erscheint eine Art Darmtasche von Mesoderm umgeben, und ich neige dazu, jene Ausbuchtung des Darmes als die erste Schlundtasche anzusehen. Die Verhältnisse weisen darauf hin, dass in früherer Entwickelungsperiode die Seitenplatte durch den lateral vordrängenden Darm durchbrochen wurde. So wäre denn bei *Ceratodus* das Verhalten des Mesoderms an dieser Stelle different von jenem bei *Necturus*, wo J. B. Platt (7) die erste Schlundtasche vor der Seitenplatte sich entwickeln sah.

In Textfig. 3 erscheint die Chordaplatte continuirlich mit dem Dache der Darmhöhle. Die Chordaplatte setzt sich caudal direct in die abgetrennte Chorda fort und steht, wie spätere Stadien zeigen, oral-

Fig. 4.

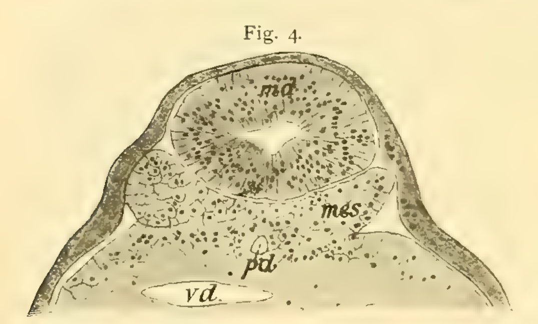


Fig. 5.



Fig. 4. Querschnitt durch den präoralen Darm eines *Ceratodus* im Stadium $26^1/_4$. *md* Medullarrohr, *mes* Mesoderm *pd* präoraler Darm, *vd* ventrales Darmlumen.

Fig. 5. Querschnitt durch den oralen Abschnitt des präoralen Darmes. *Ceratodus*-Embryo im Stadium $26^1/_4$. *md* Medullarrohr, *pd* präoraler Darm.

wärts direct in Zusammenhang mit dem unpaaren Kopfmesoderm. Doch ist bei den verschiedenen Wirbelthieren diese Verbindung der Chorda mit dem Darmdache nach Goette (8), Lwoff (9), O. Schultze (10), Brauer (11), Koltzoff (12) und Semon (2) nur eine scheinbare. Verfolgt man diese Serie oralwärts, so sieht man die mediane Ausbuchtung des Darmdaches verschwinden, und dieses selbst zeigt eine doppelte Lage von Zellen.

So gestaltet präsentiren sich die Verhältnisse in Textfig. 4. Da sieht man das enge Lumen des Kopfdarmes (*pd*) von massigen Zellwänden umschlossen, und das Dach dieses Darmabschnittes wird von einer doppelten Lage von Zellen gebildet.

Ein Schnitt nur wenig weiter oral von dem vorigen ist in Textfig. 5 abgebildet. Derselbe trifft das vordere Ende jenes als präoraler Darm bezeichneten Abschnittes des Kopfdarmes, und zwar an einer Stelle, wo das Lumen bereits verschwunden ist. Der Querschnitt des Darmes ist hier oval und besteht aus

grossen cylindrischen Zellen, die radiär angeordnet sind. Nur im medianen, dorsalen Abschnitt des Darmes finden sich irregulär angeordnete Zellen, die unmittelbar lateral in das Mesoderm übergehen. Das ist auf dem abgebildeten Schnitt in Textfig. 5, weil schief getroffen, nur auf der linken Seite zu sehen. Die dorsale Kuppe des soliden Kopfdarmes schmiegt sich dem ventral concaven Hirnrohr zwar innig an, ist aber davon scharf geschieden.

Ob diese dorsal und median dem Darm aufliegende Zellgruppe noch als Chordaanlage, und zwar als der am meisten oral gelegene Abschnitt derselben zu betrachten ist, kann an der Hand des mir zur Verfügung stehenden Materials schwer entschieden werden. Das aber vermag ich mit Bestimmtheit zu entscheiden, dass hier in späteren Stadien von *Ceratodus*, ebenso wie das CORNING bei Anuren feststellte, keine Spur einer Chordaanlage gefunden werden kann. Und darin stimme ich auch für *Ceratodus* mit den bei Anuren gemachten Befunden überein, dass das Mesoderm in Form eines soliden Auswuchses des Darmdaches auftritt. Dort natürlich, wo es zur Ausbildung einer Chorda kommt, findet sich eine paarige Anlage des Mesoderms, während in dem prächordalen Abschnitt, wie ich (18) auch bei Knochenfischen beobachten konnte, eine einfache, unpaare Zellplatte den Raum zwischen Hirnboden und Darmdach überbrückt. Und diese Zellplatte ist es, welche orales Ende der Chorda sowohl wie die oralen Ausläufer der paarigen Mesodermanlagen in sich aufnimmt.

Damit stehen die Angaben SEMON's (1) über die Entwickelung der Keimblätter von *Ceratodus* im besten Einklang. Er führt aus, dass das Mesoderm und die Chorda aus einer gemeinsamen Zellplatte entstehen, die zuerst am Dache des Urdarmes in Erscheinung tritt. Diese Chorda-Mesodermplatte wird dann von den Darmzellen unterwachsen. Und erst wenn diese gegen die Medianebene vorgewachsen sind, kommt es zu einer Abgliederung der Mesodermmassen, während die Chorda noch weiterhin mit den Darmzellen in Verbindung steht. Im Verlaufe der Entwickelung löst sich auch diese Verbindung, wie das in derselben Weise von GOETTE (8), LWOFF (9) und BRAUER (11) bei *Petromyzon* und Gymnophionen beschrieben wurde.

Die Textfig. 2 zeigt deutlich, wie die Zellen des Darmdaches direct in die Mesodermanlage übergehen und die Chorda oralwärts an dasselbe herantritt. Nahe dem vorderen Ende des Kopfdarmes (Textfig. 5) können die median und vor der Chorda gelegenen Zellen leicht von den grossen cylindrischen Zellen unterschieden werden, die die Darmanlage bilden, und etwas ältere Stadien lehren, dass die mediane Zellgruppe lateral mit dem Mesoderm und caudal mit der Chorda zusammhängt und dadurch schliesslich vom Darmdach abgetrennt erscheint.

Obgleich es mir nun nicht möglich war, in allen Punkten völlige Klarheit über die Entwickelung von Mesoderm, Chorda und Darm in der Kopfregion von *Ceratodus* zu gewinnen, so scheint doch in den Hauptzügen ein ähnlicher Entwickelungsgang vorzuliegen, wie er von SEMON (1) für die Rumpfregion beschrieben wurde. Es besteht auch in der Prächordalregion eine einheitliche, unpaare Mesodermplatte im Gegensatze zu den von KUPFFER (4) bei *Petromyzon*, von HOFFMANN (5) und J. B. PLATT (13) bei *Acanthias* mitgetheilten Befunden.

Die Textfig. 6 giebt einen Sagittalschnitt durch einen Embryo im Stadium 29—30 wieder, und obgleich dieses Stadium in vieler Hinsicht weiter fortgeschritten erscheint als die vorhergehenden Stadien, so bestehen doch gerade was die Beziehungen zwischen Chorda, Mesoderm und Darmdach anbelangt, ähnliche Verhältnisse, wie ich sie im Stadium 26—27 (Textfig. 2) fand. Der Kopf hat sich in Folge des Längen- und Breitenwachsthums des Hirnrohres noch mehr abgehoben, doch hat sich die Verbindung des frontalen Endes des Hirnrohres mit dem Ektoderm noch unverändert erhalten. Ein ziemlich breiter Zellstrang stellt die Brücke zwischen Hirn und Ektoderm dar, das an seinem frontalen und oralen Pol eine breite und dicke, plakodenähnliche Epithelplatte aufweist.

Der Boden des Hirnrohres zeigt zwei deutliche, dorsal gerichtete Ausbuchtungen, die durch eine ventral gerichtete Einsenkung von einander und durch eine zweite, caudal gelegene, vom Medullarrohr geschieden erscheinen. Unmittelbar unter dem oralen Pol des Hirnrohres liegen zwei aus unregelmässig angeordneten Zellen bestehende Massen in innigem Connex neben einander, und man sieht die bereits deutlich differenzirte Chorda direct in diese Zellpartie übergehen.

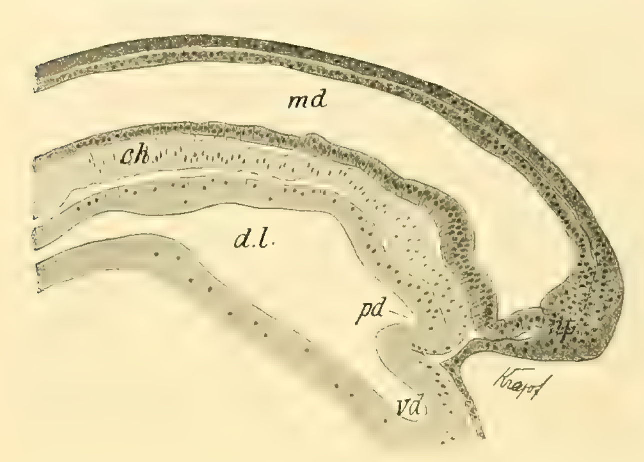


Fig. 6. Sagittalschnitt durch einen *Ceratodus*-Embryo, Stadium 29—30. *ch* Chorda, *dl* Darmlumen, *md* Medullarrohr, *np* Neuroporus, *pd* präoraler Darm, *vd* ventraler Darm.

Die Zellhaufen werden oralwärts immer dünner und formieren das vordere Ende des Darmdaches.

Die innige Beziehung dieser Zellschicht mit der Wand des Kopfdarmes zeigt eine auffallende Aehnlichkeit mit Verhältnissen, wie sie von GOETTE (8) bei *Petromyzon* geschildert wurden. Da, wo der Kopfdarm mit der darüber liegenden medianen Zellmasse und Chorda zusammenstösst, besteht eine scharfe Grenze. Die Kopfdarmhöhle ist stark verbreitert und in die Länge gewachsen; ein dorsaler Auswuchs — präoraler Darm — hat sich verkleinert und seine Form geändert. Die auffallendste Umwandlung zeigt die orale und dorsale Wand des Kopfdarmes, von welchen jene wenig, diese an ihrer Grenze gegen das Mesoderm sehr an Dicke zugenommen hat. Diese Verdickung der Wandungen des präoralen Darmes scheint in directem Zusammenhang mit seiner Längenreduction zu stehen.

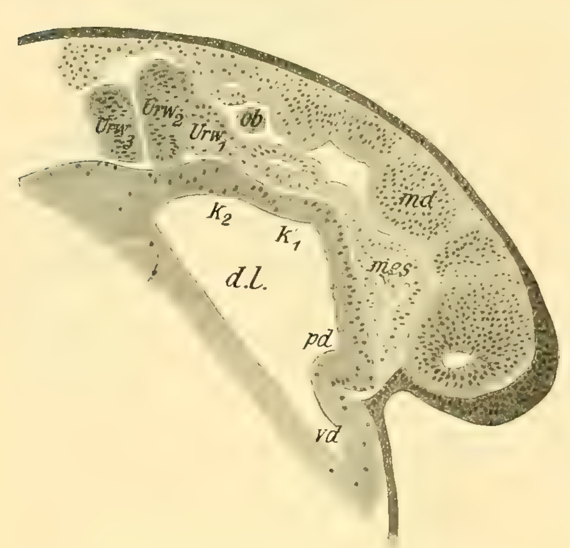


Fig. 7. Lateraler Sagittalschnitt eines *Ceratodus*-Embryos im Stadium 29—30. *dl* Darmlumen, k_1 und k_2 1. und 2. Kiementasche, *md* Medullarrohr, *mes* Mesoderm, *ob* Ohrbläschen, *pd* präoraler Darm, urw_1 urw_2, urw_3 1., 2. und 3. Urwirbel, *vd* ventrales Darmlumen.

Aehnliche Verhältnisse hat KUPFFER (4) bei *Petromyzon* beschrieben, wo jene ebenfalls als „präoraler Darm" bestehende dorsale Ausbuchtung vollständig vom Darm abgegliedert wird. Bei *Ceratodus* aber nimmt dieser Darmabschnitt unter gleichzeitiger Dickenzunahme der Wände fortschreitend ab, wodurch die darüber gelegene mediane Zelllage mehr und mehr reducirt wird.

In einem in Textfig. 7 abgebildeten lateralen Sagittalschnitt sind caudal die ersten beiden selbständigen Urwirbel (Urw_2, Urw_3) und der Boden des Ohrbläschens (*ob*) getroffen. Die 1. und 2. Schlundtasche erscheinen als seichte Ausbuchtungen des Kiemendarmes.

Hinter dem Ohrbläschen zeigen sich in Textfig. 7 im Ganzen 3 Somiten, von denen die beiden letzten bereits die beginnende Differenzirung in Musculatur erkennen lassen. Der erste und vorderste (Urw_1) Urwirbel setzt sich, wie oben bereits beschrieben wurde, direct in das Kopfmesoderm (*mes*) fort, das, leicht ventral gekrümmt, der dorsalen Darmwand unmittelbar anliegt. Das Kopfmesoderm zeigt in dieser Schnittebene zwei Einschnürungen: die eine unmittelbar über der dorsal ausgebuchteten Wand der 2. Schlundtasche (k_2) resp. zwischen dieser und dem Ohrbläschen (*ob*), die andere über und etwas hinter der 1. Schlund- oder Hyomandibulartasche (k_1).

In jedem dieser beiden Abschnitte des Kopfmesoderms finden sich central gelegene, schlitzförmige Spalten, die ebenso wie dieses segmentale Kopfmesoderm gegliedert erscheinen.

Von der Hyomandibulartasche (k_1) angefangen, streicht das Kopfmesoderm zunächst in Form eines schmalen Bandes eine kurze Strecke über das Darmdach hin und geht dann oral in eine mächtige, dorsal ausladende Zellmasse (*mes*) von fast dreieckiger Gestalt über.

Diese Masse liegt in dem Raum zwischen Darmdach, lateraler Wand des Hirnrohres und der Augenblase und tritt oral mit ersterem in directen Contact. Es zeigen sich demnach auch an dieser Stelle Verhältnisse in den Beziehungen zwischen Darm und Kopfmesoderm, wie sie in Textfig. 6 bei einem Medianschnitt beschrieben wurden.

Auch in diesem oralen Kopfmesoderm finden sich schmale, aber unregelmässige Höhlen, die in späteren Stadien manchmal fehlen. Hier erscheint dann das Mesoderm vor der 1. Schlundtasche als eine compacte Masse.

In einem Querschnitt durch einen Embryo, der in seinem Entwickelungsgrade dem eben beschriebenen Stadium entspricht, hat sich der Kopf rückwärts bis in die Höhe des hinteren Endes der Augenblase abgefaltet.

Der Schnitt (Textfig. 8) trifft das vordere Ende des präoralen Darmes. Die Darmwand ist lateral und ventral scharf begrenzt. An dieser Stelle liegen dorsale Wand des Vorderdarmes und ventrale des präoralen Darmes innig einander an. Die Seitenwände des präoralen Darmes stehen in directem Contact mit dem Ektoderm — in der abgebildeten Serie sind dieselben etwas durch Schrumpfung retrahirt — an dem der fortschreitende Abfaltungsprocess durch die nach innen vorspringenden Ektodermwandungen zum Ausdruck kommt.

Die Darmwand wird von grossen, cylindrischen Zellen gebildet, welche dorsal nicht deutlich von den darüber liegenden Zellen des Mesoderms abgegrenzt sind.

Dieses selbst (*mes*) stellt eine grosse, breite Masse dar, die sich seitlich dem Hirnrohr, ventral dem Darmrohr (*pd*) anlegt.

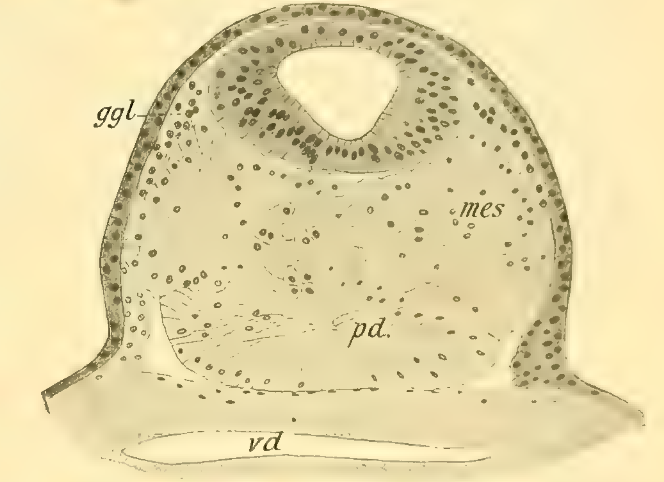


Fig. 8. Querschnitt durch den Vorderkopf im Gebiete des präoralen Darmes (*pd*) von einem *Ceratodus*-Embryo, Stadium 29—30. *ggl* Ganglienleiste, *mes* Kopfmesoderm, *vd* ventrales Darmlumen.

Die Seitenwände des Mesoderms werden in ihrem oberen Abschnitt von dem Ektoderm abgetrennt durch die abwärts vorwachsenden Zellen der Ganglienleiste (*ggl*), die stellenweise noch in innigem Connex mit dem Hirnrohr gefunden wird.

Das Mesoderm besteht aus einer corticalen Lage von grossen, polygonalen Zellen, die, lateral und dorsal gelegen, in der Medianebene einander dicht anliegen und so das Mesoderm des Vorderkopfes als eine gemeinsame abgeschlossene Masse erscheinen lassen.

Die centrale Masse des Vorderkopfmesoderms besteht aus irregulär angeordneten, polygonalen Zellen, zwischen welchen in vielen Schnitten meist schlitzförmig aussehende Höhlen gefunden werden können.

Verfolgt man diese Serie caudalwärts, so dehnt sich das Darmlumen aus, und die laterale Portion des Mesoderms verschmälert sich; seine mediane Verbindung setzt sich immer schärfer von der Darmwand ab und in seinem dorsalen Abschnitt kommt die Chorda zum Vorschein.

In der Höhe der 1. Schlundtasche erscheint das Mesoderm aus zwei Zelllagen zusammengesetzt, doch sind seine Zellen im Vergleich mit jenen des Schnittes Textfig. 8 stark reducirt. Die 1. Schlundtasche steht mit dem Ektoderm auf eine schmale Strecke hin in directem Zusammenhang.

Die Textfig. 9 giebt einen Schnitt wieder, der caudal durch diese eben erwähnte Partie der 1. Schlundtasche gelegt ist.

Hier zeigt die Darmwand zwei Ausbuchtungen, von denen die lateral und nach unten gelegene die 2. Schlundtasche (k_2) darstellt und von dem zweischichtigen Ektoderm durch einen in Folge von Schrumpfung entstandenen Spalt zurückgezogen erscheint. Die andere Ausbuchtung (k_1) liegt in der Mitte zwischen der 2. Schlundtasche und der Chorda und ist das caudale Ende der 1. oder hyomandibularen Schlundtasche.

Das Mesoderm (*mes*) umschliesst eine deutliche Höhle, umgeben von cubischen Zellen. Von hier erstreckt sich eine dünne Lage eines Gewebsstreifens bis zu dem Punkt, wo die 2. Kiemenspalte an das Ektoderm herantritt.

Jene kleine Gruppe von Zellen bei *ggl*, welche dorsal dem Mesoderm anliegen, gehört der Ganglienleiste an, und zwar dem Abschnitte der Acustico-Facialis-Anlage.

Die Seitenplatte (*spl*) ist in dieser Region dünn und flach und zeigt noch nicht die charakteristische Form eines Visceralbogens.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten der in dieser Mesodermregion gelegenen Höhle unter *mes*. Dieselbe nimmt caudal mehr und mehr ab, wird hinter der 1. Schlundtasche zu einem schmalen Spalt und erscheint wieder in ihrer früheren Form in der Höhe der vorderen Wand des Ohrbläschens.

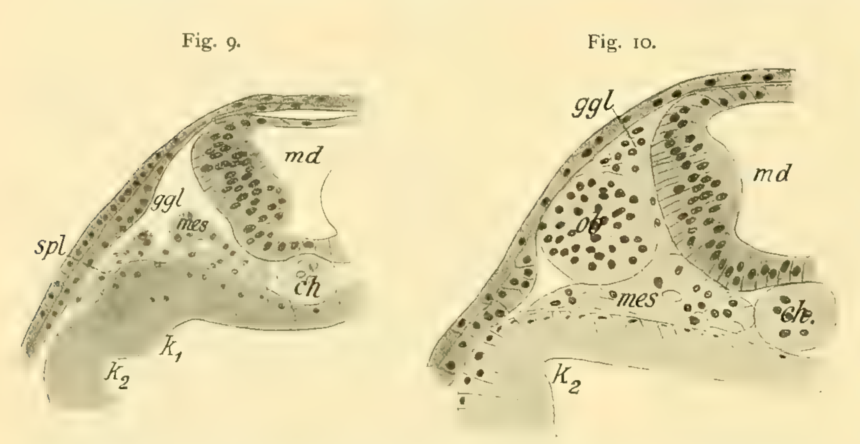


Fig. 9. Querschnitt durch die Kopfregion eines *Ceratodus*-Embryos im Stadium 29—30 im vorderen Chordabereich. *ch* Chorda, *ggl* Ganglienleiste, k_1 und k_2 1. und 2. Kiementasche, *md* Medullarrohr, *mes* Mesoderm, *spl* Seitenplatte.

Fig. 10. Querschnitt durch Stadium 29—30 eines *Ceratodus*-Embryos in der Höhe des oralen Endes des Ohrbläschens und der Mitte der 2. Schlundtasche. *ch* Chorda, *ggl* Ganglienleiste, k_2 2. Schlundtasche, *md* Medullarrohr, *mes* Mesoderm, *ob* Ohrbläschen.

Der in Textfig. 10 abgebildete Querschnitt ist in der Höhe der Mitte der 2. Schlundtasche gelegt, und hier zeigt das Kopfmesoderm auch jene in Textfig. 9 beschriebene Höhle und conforme Anordnung der Zellen. Ich hebe hervor, dass die eben beschriebenen Verhältnisse sich auf der anderen Seite nicht genau in derselben Weise wiederfinden. Die Mesodermhöhle vor allem erscheint hier nur als feiner Spalt.

Verfolgt man die Serie einige Schnitte weiter, so sieht man das Mesoderm in Form eines zweischichtigen Blattes sich nach abwärts zwischen Ektoderm und Dotter erstrecken. Hinter der 2. Schlundtasche nimmt das axiale Mesoderm allmählich die Form eines schmalen Zellstreifens an, der zwischen Hirn, Chorda und Ohrbläschen hinzieht. Von hier ab geht dieser Zellstrang ununterbrochen in den 1. Urwirbel über.

Eine Bestätigung dieser an den Querserien gemachten Beobachtungen ist in den Sagittalserien gegeben.

Vergleicht man die Textfigg. 2 und 7, so sieht man das mesodermale Zelllager, das sich oralwärts vom 1. Somiten an erstreckt, in gewissem Sinne segmentiert und zwar in der von VAN WIJHE (14) mitgetheilten Weise, aber entgegengesetzt den von FRORIEP (15) bei *Torpedo* gemachten Beobachtungen, der im präotischen Abschnitt die Existenz von wirklichen Segmenten leugnete.

In dem etwas älteren Stadium 30 ist die Abschnürung des Kopfes bis zu einem Punkt in der Mitte zwischen 1. und 2. Schlundtasche vorgeschritten.

Zu dieser Zeit ist die Hirnaxe fast im rechten Winkel gekrümmt. Ektoderm und Entoderm zeigen sich in dem Gebiete zwischen Infundibulum und 1. Schlundtasche vereinigt. Von den beiden vorhandenen Schlundtaschen ist die erste auf eine weite Strecke hin mit dem Ektoderm vereinigt und die 2. Schlundtasche erscheint unterhalb des Ohrbläschens mit dem Ektoderm in Verbindung.

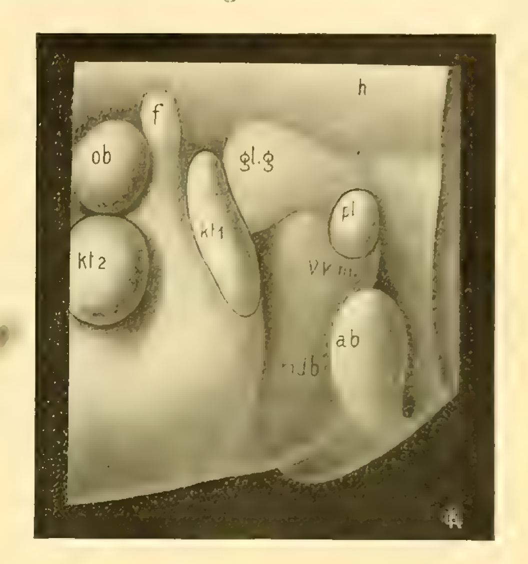


Fig. 11. Modell der Vorderkopfregion von *Ceratodus* im Stadium 30. *ab* Augenblase, *f* N. facialis, *glg* Ganglion Gasseri, *h* Hirn, kt_1, kt_2 1. und 2. Schlundtasche, *mdb* Mandibularbogen, *ob* Ohrbläschen, *pl* Plakode, *vkm* Vorderkopfmesoderm.

Den Raum zwischen der 1. Schlundtasche und der Augenblase nimmt eine Zellmasse ein, welche caudal über die 1. Schlundtasche in Form eines schmalen Streifens hinwegzieht. Ueber dem Mesoderm liegt an dieser Stelle ein Zellcomplex, der von der Ganglienleiste getheilt erscheint, und mit dem Hirndache durch einen Zellstrang (im Modell nicht eingetragen) in Verbindung steht. Dorsal von der Mitte der Augenblase (*ab*) erstreckt sich über einen Abschnitt von vier Schnitten (je 20 μ Dicke) hin die Ganglienleiste *gl. g* und tritt bei *pl* an das Ektoderm heran. Hinter der 1. Kiementasche (kt_1) verläuft das Mesoderm in Form eines zweiblätterigen Zellblattes ventralwärts, indem es die Wände des Kiemendarmes seitlich umschliesst. Ventral von der 2. Kiementasche (k_2) weichen die beiden Blätter aus einander, um die Pericardialhöhle zu bilden, deren orale Wand continuirlich in den Hyoidbogen und Mandibularbogen (*mdb*) übergeht.

Dieser zieht neben der 1. Schlundtasche vorwärts und geht in das ungegliederte Kopfmesoderm über. Die in dem vorhergehenden Stadium 29—31 beschriebenen präoralen Mesodermabschnitte konnte ich hier nicht mehr finden; die Zellen ihrer Wand haben sich zum Theil aufgelöst und die Form von Mesenchym angenommen.

Die Textfig. 12 ist einer Querschnittserie des Stadiums 32 entnommen, unmittelbar vor der differenzirten Chorda.

In diesem Stadium finden sich bereits die ersten Anzeichen einer weiter vorgeschrittenen Entwickelung des Kopfmesoderms.

Im Schnitt Textfig. 12 ist das Vorderhirn (*vh*) unmittelbar vor dem Augenstiel getroffen, das Nachhirn nahe der Stelle, wo das Ganglion Gasseri mit ihm in Verbindung tritt. Der Raum zwischen den beiden Hirnabschnitten ist von dotterreichen Zellen eingenommen, die im centralen Theil unregelmässige, seitlich cubische Formen zeigen. Ein dünner Spalt sondert einen schmaleren, vorderen Abschnitt des Mesoderms von der Hauptmasse ab. Dieser kleinere Theil liegt dem Boden und der Seitenwand des Vorderhirns und der medialen Wand der Augenblase unmittelbar an. Die grössere Portion des Mesoderms grenzt an das Ganglion Gasseri (*glG*), und eine Kette von Zellen (*ggl*) erstreckt sich vorwärts an die mediale Seite der Augenblasen heran. In dem Mesoderm, unmittelbar vor der 1. Schlundtasche, findet sich in dieser

Serie eine kleine Höhle, die von etwas unregelmässig angeordneten Zellen umgeben wird (diese Stelle ist im vorliegenden Schnitt nicht getroffen).

Der etwas schief gelegte Längsschnitt Textfig. 13 trifft dorsal das Gehirn (*md*) und Rückenmark fast in der Axe, ebenso die Chorda (*ch*). Ventral ist die seitliche Partie der Mundbucht, sowie die weite Höhle des Kopfdarmes (*dd*) getroffen, welcher oral und dorsal in einen stumpf abschliessenden Schnabel, den präoralen Darm (*pd*), übergeht.

Das Darmdach ist vollständig isolirt von dem darüber liegenden Mesoderm; eine keilförmige Hypophyseneinstülpung (*hy*) erstreckt sich zwischen Infundibulum und vordere Wand des Kopfdarmes. Unter-

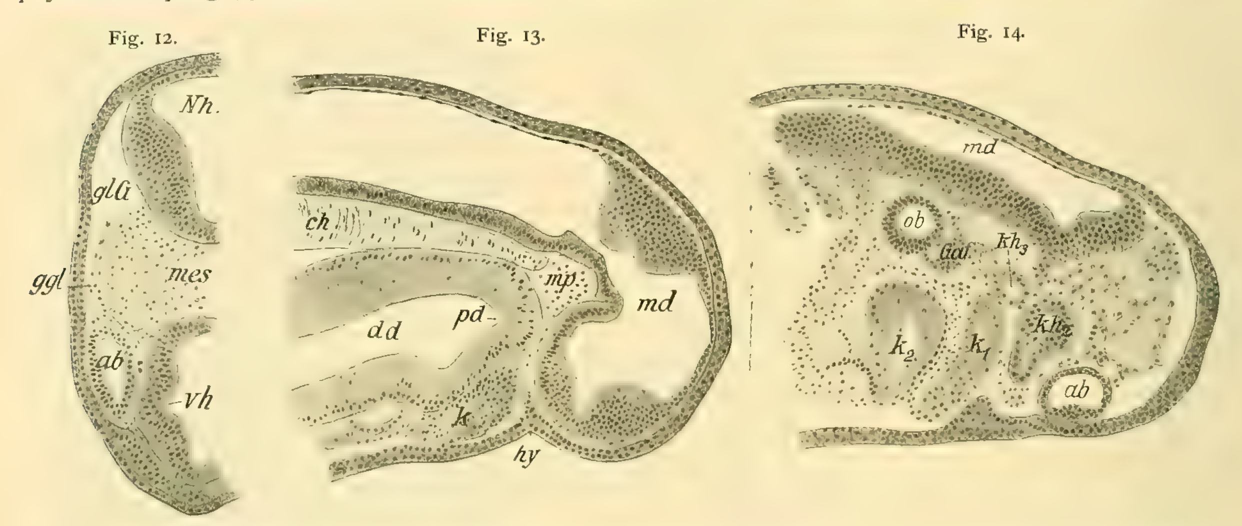


Fig. 12. Querschnitt durch den Kopf unmittelbar vor dem oralen Chordaende. *Ceratodus*-Stadium 32. *ab* Augenblase, *ggl* Ganglienleiste, *glg* Ganglion Gasseri, *mes* Mesoderm, *nh* Nachhirn, *vh* Vorderhirn.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch einen *Ceratodus*-Embryo im Stadium 34—35. *ch* Chorda, *dd* Darm, *hy* Hypophysenanlage, *k* 1. Kiemenbogen (Mandibularbogen), *md* Hirn, *mp* Mittelplatte, *pd* präoraler Darm.

Fig. 14. Lateraler Sagittalschnitt durch das Stadium 34—35 (derselbe Embryo wie in Fig. 13). *ab* Augenblase, *Gaf* Ganglion acustico-faciale, k_1, k_2 1. und 2. Kiemenspalte, kh_2, kh_3 Kopfhöhlen, *md* Medullarrohr, *ob* Ohrbläschen.

halb des Kopfdarmes ist der Mandibularbogen (*k*) angeschnitten. Derselbe wird von grossen, dotterreichen, cubischen Zellen zusammengesetzt, die um eine feine, schlitzförmige Höhle orientirt sind.

Der mittlere Abschnitt des Kopfmesoderms (*mp*) liegt in Form einer grossen triangulären Masse in dem Raum zwischen Hirnboden, Chorda und vorderem Ende des Darmdaches, unmittelbar hinter dem Infundibulum. In die caudale Partie dieser Mesodermmasse senkt sich die Chorda mit dem vordersten stumpfen Ende ein.

Die Textfig. 14 giebt einen lateralen Sagittalschnitt derselben Serie wieder und zeigt die Augenblase (*ab*), Ohrbläschen (*ob*), und die 2 ersten Schlundtaschen k_1 und k_2 getroffen. Wesentlich verschieden zeigt sich die Configuration des Kopfmesoderms. Dasselbe erstreckt sich zwischen Ohrbläschen und 2. Kiementasche in Form eines schmalen Bandes oralwärts und wird von schmalen, polygonalen Zellen gebildet, die in einfacher oder doppelter Lage angeordnet sind. Nach vorne zu nehmen diese Zellen an Grösse etwas zu und bilden über der 1. Schlundtasche (k_1) die Wandung von 2 rundlichen Höhlen (kh_3). Die eine derselben liegt etwas caudal, die andere etwas oral von der 1. Schlundtasche. Weiter oralwärts schliesst sich eine dritte Höhle (kh_2) an, deren Wandung von einer doppelten Lage grosser, cubischer Zellen gebildet wird. Diese Kopfhöhle schiebt sich in den Raum zwischen 1. Kiementasche (k_1) und Augenblase (*ab*) ein und steht in einer mehr lateral gelegenen Schnittebene in unmittelbarer Berührung

mit dem Ganglion Gasseri. Lage und Bau ermöglichen in dieser Bildung die Mandibularhöhle der Selachier zu erkennen, wie sie z. B. von VAN WIJHE (14) beschrieben wurde. Der ventralwärts gerichtete Fortsatz dieser Kopfhöhle (kh_2), welcher sich scharf von einem breiten dorsalen Theil abhebt, geht, in der Serie verfolgt, continuirlich in den Mandibularbogen über.

Jener Mesodermabschnitt (kh_3), der über der Kuppe der 1. Schlundtasche (kh_1) gelegen ist, erscheint theilweise abgegliedert von der Wandung der Mandibularhöhle (kh_2) durch eine tiefe Einsenkung, in der das Ganglion Gasseri eingebettet liegt. Caudalwärts geht die Wandung dieser Mesodermanlage unmittelbar in jenen Mesodermstreifen über, der unterhalb des Ohrbläschens sich hinzieht. Seine Lagebeziehung zur 1. Schlundtasche steht im Einklang mit jener der 3. Kopfhöhle, wie dieselbe von VAN WIJHE bei *Scyllium*, von HOFFMANN (5) bei *Acanthias*, von NEAL (6) und SEWERTZOFF (16) bei *Torpedo* beschrieben wurde.

Die Mesodermanlagen (kh_3), in Textfig. 14 deutlich von einander getrennt, zeigen auf dem Querschnitt deutliche Communication ohne die Spur einer seitlichen Einschnürung der Wandungen. Darum glaube ich den ganzen Abschnitt kh_3 als eine einheitliche Bildung auffassen zu müssen.

Einen klaren Einblick in das Verhalten der Kopfhöhlen im Stadium 34 giebt der Querschnitt Textfig. 15, der das Vorderhirn (*vh*) unmittelbar vor den Augenblasen und das Nachhirn (*nh*) in der Höhe des Bodens der Ohrbläschen (*ob*) trifft. Dem Ohrbläschen unmittelbar anliegend, ist das Acustico-facialis-Ganglion (*Gaf*) getroffen. Man sieht hier, dass das von mir in Textfig. 14 mit kh_3 bezeichnete Mesodermsegment hier (kh_3), die 3. Kopfhöhle, zwei Lumina zeigt, von denen das hintere und obere schmal und nach vorne und unten in eine enge Spalte ausgezogen ist. Das andere Lumen ist rund und vollkommen umgeben von cubischen Zellen, während die Wand des schmalen Lumens von mehr unregelmässigen Zellen gebildet wird, die mehr den Charakter des Mesoderms zeigen, das zwischen Ohrbläschen (*ob*) und Chorda (*ch*) gelegen ist. Nach vorne ist die Mandibularhöhle getroffen (kh_2), die ein rundes, von epithelialen Zellen umschlossenes Lumen zeigt. Sie ist von der 3. Kopfhöhle deutlich abgeschieden.

Fig. 15. Querschnitt durch den Kopf eines *Ceratodus*-Embryos im Stadium 34. *ch* Chorda, *dw* Darmwand, *Gaf* Ganglion acustico-faciale, *ggl* Ganglienleiste, kh_1, kh_2 und kh_3 Kopfhöhlen, *nh* Nachhirn, *ob* Ohrbläschen, *vh* Vorderhirn, *zw* Zwischenstrang.

Medial von den Kopfhöhlen liegen grosse, irregulär geformte Zellen und schieben sich in den Raum zwischen Vorderhirn (*vh*) und Darmwand (*dw*) ein. Verfolgt man die Serie oralwärts, so sieht man die Wände der Kopfhöhlen unmittelbar mit diesen Zellen im Zusammenhang stehen, die über der Darmkuppe (*dw*) die Medianebene des Embryos überkreuzen und in die mediale Wand der Kopfhöhlen der gegenüberliegenden Seite übergehen.

In Textfig. 14 ist noch ein anderer Mesodermabschnitt (*zw*) zu sehen, der sich scharf von dem eben beschriebenen unterscheidet. Er liegt dem Boden und den Seiten des Vorderhirns an und besteht aus einer zweifachen Reihe cubischer Zellen, die sich in jeder Beziehung von den irregulär geformten Zellen trennen lassen, welche, die Mittelebene des Embryos überkreuzend, sich zwischen Darmkuppe und diesen Zellstrang (*zw*) einschieben.

Zwischen diesen beiden Zelllagen findet sich kein Spalt, und sie enden beiderseits abgerundet, mit ihren Enden der Seitenwand des Vorderhirns anliegend. Wir haben in dieser Bildung das Prämandibularsegment vor uns; der die Medianebene überkreuzende Epithelstrang ist der Zwischenstrang, dessen erstes

Auftreten in Textfig. 11 zu erkennen war. Die in dieser Gestalt in Textfig. 16 abgebildete Höhle (kh_1) ist schmal und ist eine secundäre Bildung, die erst im Stadium 37 in Erscheinung tritt, während der Zwischenstrang solide bleibt. Die Hyoidhöhle (über und unter kh_3) ist nahe hinter der Stelle getroffen, wo die beiden getrennten Höhlen in eine gemeinsame übergehen. Verfolgt man diese Kopfhöhle weiter caudalwärts, so sieht man die die hintere Wand derselben bildenden Zellen sich ablösen und in etwas späteren Stadien direct in das umgebende Mesenchym übergehen; damit leitet sich die Auflösung dieses Kopfhöhlenabschnittes ein. Einen vollkommen analogen Vorgang zeigt der zwischen Chorda (*ch*) und Zwischenstrang gelegene Mesodermabschnitt *mp*. Es ist hier an der dorsalen Partie bereits zu einer Auflockerung der Zellen gekommen, und bei fortschreitender Entwickelung zeigen spätere Stadien diese ganze Gegend erfüllt von typischem Mesenchymgewebe.

Fig. 16.

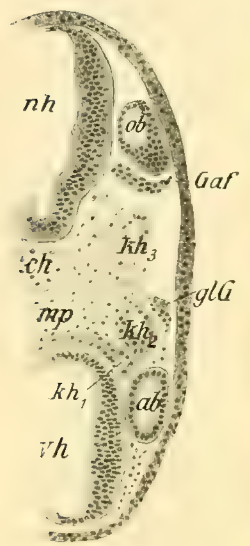


Fig. 17.

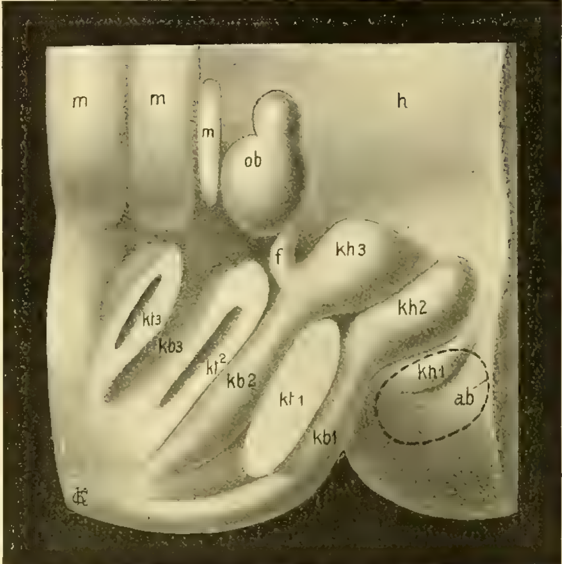


Fig. 16. Querschnitt durch die Vorderkopfregion von *Ceratodus* im Stadium 37. *ab* Augenblase, *ch* Chorda, *Gaf* Ganglion acustico-faciale, *glG* Ganglion Gasseri, kh_1, kh_2, kh_3 1.—3. Kopfhöhle, *mp* Mesoderm, *nh* Nachhirn, *ob* Ohrbläschen, *vh* Vorderhirn.

Fig. 17. Modell der Vorderkopfregion von *Ceratodus* im Stadium 39—40. *ab* Contour der Augenblase, *f* N. facialis, *h* Hirn, kb_1, kb_2, kb_3 1.—3. Schlundbogen, kh_1 Prämandibularhöhle, kh_2 Mandibularhöhle, kh_3 Hyoidhöhle, kt_1, kt_2, kt_3 1.—3. Schlundtasche, *m* Myotome.

Die Form der Kopfhöhlen und die gegenseitigen Beziehungen der Höhlenzellen zu einander kann aus dem in Textfig. 17 abgebildeten Modell ersehen werden, das auf dem Wege der Plattenmodellirmethode hergestellt die rechte Seite der Embryonalanlage zeigt. In diesem Entwickelungsstadium waren die 3 vorderen Schlundtaschen (kt_1, kt_2, kt_3) mit dem Ektoderm verschmolzen und bei einer vierten das Entoderm mit dem Ektoderm in Contact getreten. Zwischen die Schlundtaschen schieben sich die Visceralbogen ein, von denen nur der Mandibularbogen eine Höhle aufweist. Der lange und breite 1. oder Mandibularbogen (kb_1) erstreckt sich auf- und vorwärts zwischen die 1. Kiementasche (kt_1) und die Augenblase (*ab*). Er endet in Form einer keulenförmigen Verdickung (kh_2), welche die Augenblase (*ab*) überlagert. Hier eingeschlossen liegt die Mandibularhöhle, die von einem weiten Hohlraum gebildet wird, der sich nach abwärts in den Mandibularbogen in Form eines feinen Spaltes erstreckt. An die ventrale und vordere Begrenzung der Mandibularhöhle (kh_2) legt sich eine zweite Masse (kh_1) an, die den Raum zwischen Mandibularhöhle (kh_2), Augenblase (*ab*) mit Augenstiel und lateraler Wand des Vorderhirns ausfüllt. Diese Masse (kh_1) hat ungefähr dreieckige Form mit abgestumpften Ecken, von denen das eine medialwärts gegen den Zwischenstrang gerichtet ist; die Masse zeigt in ihrem Innern einen Hohlraum, der als Prämandibularhöhle zu deuten ist.

Dorsal und caudal von der Mandibularhöhle (kh_2) schliesst sich an letztere eine dritte Bildung (kh_3) an, die von fast gleicher Breite, aber etwas kürzer ist als die Mandibularhöhle (kh_2). Im Innern dieser Masse liegt eine schmale runde Höhle, deren Wände dorsal und lateral von cubischen Zellen gebildet

werden, während caudal die Wand direct in das Kopfmesoderm resp. Mesenchym sich fortsetzt. Das Lumen der 3. Kopfhöhle erstreckt sich bis in die Höhe der 1. Schlundtasche (kt_1), und ihre Wandung geht ventral direct in den Hyoidbogen (kb_2) über, in den sich jedoch das Lumen der Kopfhöhle nicht ausdehnt.

Die von diesem Stadium an auftretenden Veränderungen im Gebiete der Kopfhöhlen betreffen hauptsächlich die Prämandibularhöhle, die rasch an Durchmesser gewinnt, während die mandibulare und das dritte Paar Kopfhöhlen noch einige Zeit auf derselben Entwickelungsstufe stehen bleiben, wie das beim vorhergehenden Modell beschrieben wurde.

Eine neue Phase der Entwickelung tritt im Stadium 42 in Erscheinung, wo sowohl die Prämandibularhöhlen (kh_1) wie die beiden anderen Paare sich stark verändert haben. Die Textfig. 18 giebt hiervon auf dem Querschnitt eine Anschauung. Hier zeigen sich die Prämandibularhöhlen (kh_1 nur auf einer Seite ausgeführt) stark vergrössert, von birnförmiger Gestalt und deren Wand von einer einzigen Lage cubischer Zellen gebildet. Vorwärts gegen die Mediane verschmälern sich diese Höhlen rasch, und ihre Wände gehen in den die Mittelebene überbrückenden Zellstrang (*zw*), den Zwischenstrang, über, der, in der Nähe der Kopfhöhlen deutlich ausgeprägt, in der Mittelregion des Embryos schwer zu verfolgen ist; hier liegt er unter der Chordaspitze unmittelbar am Infundibulum. Das Chordaende ist umgeben von einer Masse mesenchymähnlicher Zellen, die ihm dicht anliegen. Die Wände der Prämandibularhöhlen bestehen nicht überall aus denselben Zellen, so nehmen dieselben z. B. etwas hinter der in Textfig. 18 abgebildeten Schnittebene die doppelte Höhe an.

Auch die Mandibularhöhle (kh_2) hat sich in diesem Stadium verändert. Ihre Form ist nicht mehr rund, sondern etwas irregulär, eine Erscheinung, die in der Auflösung ihrer medialen Wand begründet ist. Hier haben die Zellen begonnen, sich zu lockern und sich mit dem Mesenchym zu mischen, das in der centralen Partie des Embryos in dichten Massen liegt. In der Mandibularhöhle selbst liegen ebenfalls zuweilen freie Zellen. Verdickt hat sich die Seitenwand dieser Kopfhöhle, die nunmehr eine doppelte Lage von Zellen aufweist und von dem Ganglion Gasseri (*glG*) dorsal und lateral flankirt wird. Verfolgt man diese Serie weiter caudalwärts, so zeigt der nächste Schnitt eine Masse radiär angeordneter Zellen, die medial von der Mandibularhöhle und in unmittelbarem Contact mit der hier aufgelockerten Wand derselben liegen. Diese Zellmasse setzt sich caudal weiter fort, so einen Zellstab bildend, der mit der Wand der 3. Kopfhöhle in directer Verbindung steht. Diese ist von demselben Stadium in der Textfig. 19 abgebildet, es ist das ein Schnitt unmittelbar hinter dem Ganglion Gasseri. Ihre in transversaler Richtung verschmälerte Höhle erscheint lateral convex vorspringend, medial concav

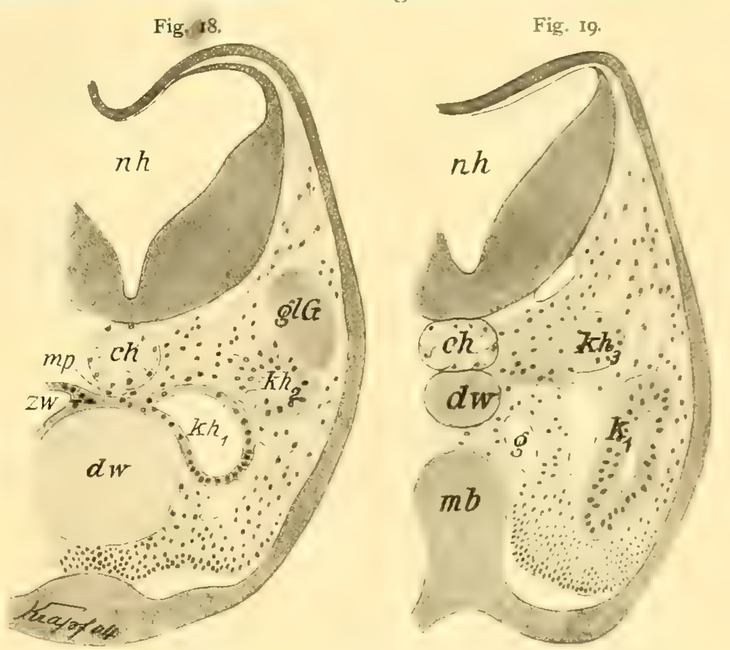


Fig. 18. Querschnitt durch die Gegend der Kopfhöhlen kh_1 und kh_2 im Stadium 42. *ch* Chorda, *dw* orale Darmwand, *glg* Ganglion Gasseri, *mp* Mesodermplatte, *nh* Nachhirn, *zw* Zwischenstrang.

Fig. 19. Stadium wie Fig. 18. *ch* Chorda, *dw* orale Darmwand, *g* Gefäss, k_1 Mandibularbogen, kh_3 3. Kopfhöhle, *mb* Mundbucht, *nh* Nachhirn.

eingebuchtet, und ihre Wand zeigt hier mesenchymatösen, dort deutlich epithelialen Charakter. In Textfig. 19 ist auch der Mandibularbogen (k_1) theilweise angeschnitten und weist eine schmale, aber deutliche Höhle, eingefasst von einem mehrschichtigen cubischen Epithel, auf.

Bedeutende Veränderungen zeigt in einem etwas älteren Stadium die Mandibularhöhle. Von ihrem vorderen Ende hat sich ein Fortsatz entwickelt, der eine äusserst feine Spalte aufweist und der über das Dach der Augenblase hin nach vorne sich erstreckt. Zu gleicher Zeit schwindet die Verbindung der Mandibularhöhle mit jener des Mandibularbogens, und nun scheinen die beiden Bildungen nur noch durch eine schmale Zellbrücke mit einander in Verbindung zu stehen. Die 3. Kopfhöhle besteht in dieser Zeit noch fort, obwohl sie durch die fortschreitende Umbildung der Mittelwandepithelien in Mesenchymzellen an Ausdehnung stark abgenommen hat. Deutlich ausgeprägt ist noch immer ihre seitliche Wand, die medial von jener Zellmasse gelegen ist, durch die Mandibularhöhle und Mandibularbogen vereinigt sind. Sie liegt nunmehr weit mehr nach vorne und dem Augenbecher mehr genähert als im vorher beschriebenen Stadium. Diese fortschreitende Verlagerung der 3. Kopfhöhle medial von der 2. steht im Einklang mit den Beobachtungen an Selachiern von VAN WIJHE, HOFFMANN u. a. (l. c.)

In einem weiter vorgeschrittenen Stadium zeigen sich die Mandibularhöhlen noch mehr verändert. Der in Textfig. 20 abgebildete Querschnitt ist unmittelbar hinter der Augenanlage gelegt und zeigt in dieser Entwickelungsperiode (Stadium 44) die Mandibularhöhle (*kh*$_2$) von ovaler Form und ihre Wände von schmalen cubischen Zellen gebildet. Caudalwärts verliert sich die Höhle und die Zellen der Wand gehen direct in das umgebende Mesenchym über, während von der oralen Wand ein dünner Fortsatz ausgeht, der über den Augenbecher hinzieht. Derselbe Schnitt trifft auch die Prämandibularhöhle (*kh*$_1$), die ventral und medial eine aus mehrschichtigem cubischen Epithel gebildete Wand aufweist, lateral aber die scharfe Begrenzung gegen die Umgebung verloren hat und direct in das Mesenchym übergeht.

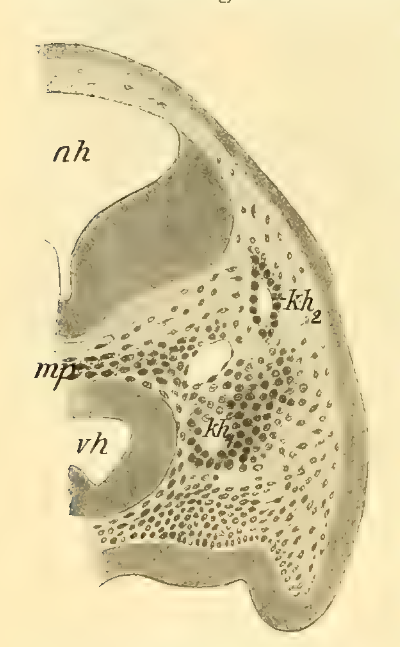


Fig. 20. Querschnitt von *Ceratodus forsteri* im Stadium 44 hinter der Augenblase. *kh*$_1$ und *kh*$_2$ Prämandibular- und Mandibularhöhle, *mp* Mesoderm, *nh* Nachhirn, *vh* Vorderhirn.

Um die Beziehungen der Kopfhöhlen zu dieser Zeit zu den umliegenden Gebilden klar zur Vorstellung zu bringen, gebe ich in Textfig. 21 die Reconstruction des Vorderkopfgebietes mit Einschluss der 1. Schlundtasche wieder. Diese erscheint als ein solider, entodermaler Auswuchs (*kt*$_1$) und im Vergleich mit derselben Bildung in Modell 2 (Textfig. 17) infortschreitender Reduction. Vergleicht man das Mandibularsegment *kh*$_2$ mit dem in Stadium 39—40 (Modell 17) abgebildeten, so erscheint dasselbe im Stadium 44 als eine fast selbständige Masse von annähernd cylindrischer Form, die mit dem Mandibularbogen (*mm*) vermittelst eines dünnen Stranges in Zusammenhang steht, der keine Höhle enthält und dessen Zellen bereits den Charakter der Mesenchymelemente anzunehmen beginnen. Es hat sich also zu dieser Zeit das Mandibularsegment *kh*$_2$ von dem Mandibularbogen deutlich abgegliedert und hat so im Vergleich mit Stadium 39—40 (Textfig. 17) eine grössere Selbständigkeit erlangt. Verschwunden ist im Stadium 44 der lange Mandibularbogen *kb*$_2$ des Stadiums 39—40 in seiner charakteristischen Form und hat sich in die grosse Masse *mm* umgewandelt. Vom dorsalen und oralen Abschnitt des Mandibularsegmentes *kh*$_2$ erstreckt sich ein zapfenförmiger Auswuchs (*os*) medial und über der Augenblase (*ab*) hin, wie das VAN WIJHE, HOFFMANN u. A. bei den Selachiern beschrieben haben und in jüngster Zeit LAMB (17) die

betreffenden Verhältnisse bei einem 16 mm langen *Acanthias*-Embryo im Modelle wiedergegeben hat. Dabei zeigt sich eine auffallende Differenz im Verhalten des Mandibularsegmentes, die wahrscheinlich auf die rudimentäre Entwickelung dieses Gebildes bei *Ceratodus* zurückzuführen sein dürfte.

Während nun, vom Stadium 39—40 angefangen, in fortschreitender Reduction der 3. Somit van Wijhe's und das Mandibularsegment mit Ausnahme seines vorderen Auswuchses abgenommen haben, zeigt das Prämandibularsegment fortschreitende Entwickelung. Dasselbe (Textfig. 21 kh_1) ist hier von fast ovaler Form mit concaver Aussenfläche, um den Augenbecher aufzunehmen. Von seinem hinteren Rande sieht man zwei Auswüchse ausgehen, *oi* und *ri*, von denen der dorsale (*oi*) deutlich, der ventrale (*ri*) nur schwach ausgeprägt erscheint. An der mit *oi* bezeichneten Stelle des Prämandibularsegmentes kh_1 entwickelt sich ein Fort-

Fig. 21.

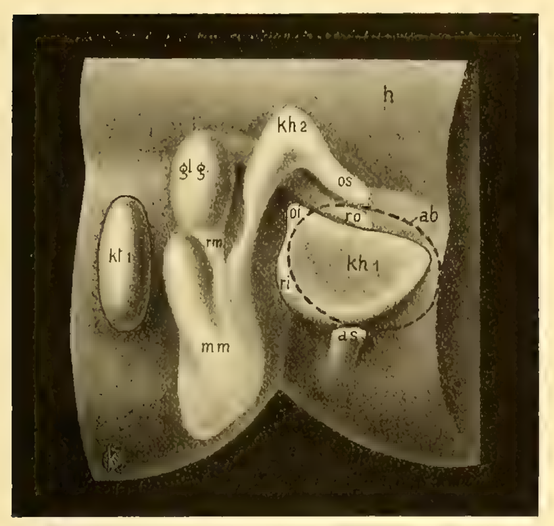
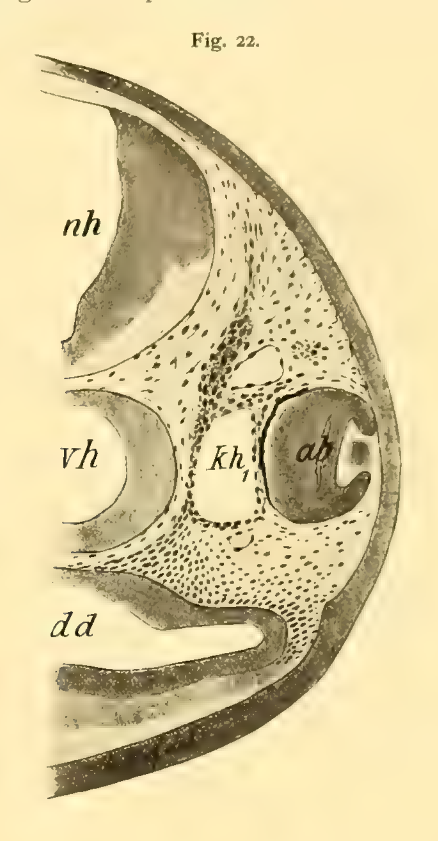


Fig. 22.



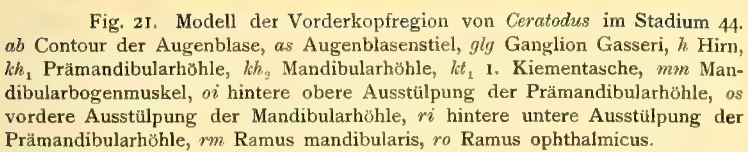

Fig. 21. Modell der Vorderkopfregion von *Ceratodus* im Stadium 44. *ab* Contour der Augenblase, *as* Augenblasenstiel, *glg* Ganglion Gasseri, *h* Hirn, kh_1 Prämandibularhöhle, kh_2 Mandibularhöhle, kt_1 1. Kiementasche, *mm* Mandibularbogenmuskel, *oi* hintere obere Ausstülpung der Prämandibularhöhle, *os* vordere Ausstülpung der Mandibularhöhle, *ri* hintere untere Ausstülpung der Prämandibularhöhle, *rm* Ramus mandibularis, *ro* Ramus ophthalmicus.

Fig. 22. Querschnitt durch die Vorderkopfregion von *Ceratodus* im Stadium 45. *ab* Augenblase, *dd* dorsales Darmlumen, kh_1 Prämandibularhöhle, *nh* Nachhirn, *vh* Vorderhirn.

satz, dessen Zellen sich in Muskelzellen differenziren; im weiteren Verlaufe der Entwickelung erstreckt sich dieser Process am Rande entlang bis zum Punkte *ri*. Damit ist auch für *Ceratodus* die correspondirende Stelle gekennzeichnet, wo bei *Acanthias* Hoffmann bereits analoge Vorgänge beschrieb.

An Lamb's Modellen ist dieses Auswachsen bei *Acanthias* bis zum Stadium des vollkommen entwickelten Musculus obliquus inferior zu sehen. Der M. rectus inferior entwickelt sich nach Lamb's Modell an einer Stelle, welche dem etwas weniger stark vorspringenden Punkte *ri* des *Ceratodus*-Modelles Textfig. 21 entspricht. Weiterhin beschreibt Lamb bei *Acanthias* einen wohlumgrenzten Bezirk am vorderen Umfang des Prämandibularsegmentes, von welchem der M. rectus superior und inferior ihren Ausgangspunkt nehmen. Wohl zeigt der vordere Rand des Prämandibularsegmentes kh_1 von *Ceratodus* einen oral vorspringenden Höcker, aber das zur Verfügung stehende Material war nicht ausreichend, um die weitere Entwickelung dieser Bildung verfolgen zu können.

Ihre grösste Ausdehnung erreicht die Prämandibularhöhle im Stadium 45, wie das in Textfig. 22 dargestellt ist. Hier liegt ihre laterale Wand dicht dem Augenbecher an und zwar dessen hinterer und medialer Wand. Von einer Verbindung der medialen und dorsalen Ecke mit dem Zwischenstrang, wie das in Textfig. 16 zu sehen war, hat sich hier nichts mehr erhalten. Der Zwischenstrang selbst ist im Stadium 45 nicht mehr zu erkennen; es überquert eine einheitliche Zellplatte, bestehend aus Mesenchymzellen, zwischen Chordaspitze und hinterer Infundibularwand die Medianebene. Die hintere Wand der Prämandibularhöhle besteht aus 2—3 Zelllagen, die an der äusseren Circumferenz aufgelockert erscheinen und in das umgebende Mesenchym übergehen. Im vorderen Abschnitt, wo die Höhle dicht dem Augenbecher anliegt, sind dorsolaterale und ventrolaterale Ecke der Wand auffallend stark verdickt; in ihrer übrigen Ausdehnung zeigen die Kopfhöhlenwandungen eine dünne Lage endothelartiger Zellen. Ueber den Augenbecher hin zieht ein Strang dotterbeladener Zellen, der eine kleine, spaltförmige Höhle — in Textfig. 22 nicht zu sehen — enthält. Dieser Zellstrang entspricht dem in Textfig. 21 (Modell 3) beschriebenen, nach vorne gerichteten Fortsatz der Mandibularhöhle. Diese ist im vorliegenden Stadium nicht mehr als solche zu erkennen, ihr Platz wird von einer Gruppe irregulär angeordneter Zellen eingenommen, die am caudalen Ende des keilförmig spitz nach oben ziehenden Zellstranges gelegen sind.

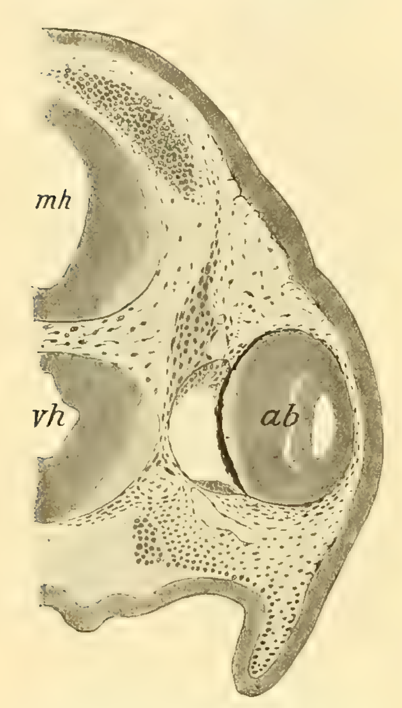


Fig. 23. Querschnitt durch die Prämandibularhöhle von *Ceratodus* im Stadium $45^1/_4$. *ab* Augenblase, *mh* Mittelhirn, *vh* Vorderhirn.

Die Textfig. 23 giebt ein Bild vom Verhalten der Prämandibularhöhle im Stadium $45^1/_4$. Dieselbe liegt unmittelbar hinter dem grössten Querdurchmesser des Auges und damit hinter dem N. opticus und zeigt eine etwas schmälere Lichtung als in der vorhergehenden Textfig. 22. Die die laterale und mediale Wand bildenden Zellen sind flach und endothelartig. Dorsalwärts nehmen dieselben cylindrische Form an und bilden dort ein gegen das Höhlenlumen vorspringendes Zellpolster, in das sich auf einigen Schnitten eine spaltförmige Höhle fortsetzt. Diese Zellen weisen eine deutliche fibrilläre Streifung auf, es sind früheste Stadien sich differenzirender Muskelzellen.

Auch die ventrale Wand der Kopfhöhle zeigt eine etwas stärker entwickelte epitheliale Zelllage, die ebenfalls in das Höhlenlumen vorspringt. Auch diese Zellen sind spindelförmig und tragen charakteristische Zeichen ihrer Umbildung in Muskelzellen an sich.

Ausserordentlich schwer ist die hintere Wand der Prämandibularhöhle von den dicht anliegenden mesenchymähnlichen Zellen auf Querschnitten zu trennen. Die in Schnitt 23 nicht getroffene Mandibularhöhle zeigt zu dieser Zeit im Allgemeinen noch dieselben Charaktere wie im vorhergehenden Stadium. Sie erscheint auf dem Querschnitt oval, und ihre Zellen sind noch reich mit Dotter beladen. Sie liegt dem Augenbecher dicht an und erstreckt sich an dessen dorsaler Circumferenz über die Ebene des Nervus opticus hinaus.

Zusammenfassung der Ergebnisse und Schlussfolgerungen.

So hat sich also gezeigt, dass das erste Anzeichen des sich im Vorderkopfe von *Ceratodus* entwickelnden Kopfmesoderms in einer paarigen, wenig ausgesprochenen Verdickung der dorsalen und lateralen Kanten des Urdarmdaches besteht.

Die Seitenwände des Urdarmes wachsen nach innen, um sich schliesslich in der Mittellinie zu vereinigen. Von da ab besteht ein einheitliches Urdarmdach in Form einer einzigen Platte, dessen Bildung in caudal-oraler Richtung fortschreitet und sich bis in die vordere Ausbuchtung, den präoralen Darm, hineinerstreckt. An dieser Stelle erfährt der Process eine Verzögerung, und die ungegliederte Chordamesodermplatte bleibt für einige Zeit im Zusammenhang mit den Darmzellen. Der auffallendste Unterschied in der Entwickelung des Vorderkopfmesoderms von *Petromyzon* und *Selachiern* einerseits und *Ceratodus* andererseits ist in der fehlenden oder doch sehr rudimentär auftretenden Chorda von *Ceratodus* in dieser Region gegeben.

Von Interesse erscheint in dieser Hinsicht, dass die rudimentäre Chordaanlage der Knochenfische sich weit mehr oralwärts erstreckt als bei *Ceratodus* (GREGORY 18). Und damit in Einklang steht auch die Thatsache, dass bei *Ceratodus* die Chordaspitze erst lange, nachdem die Chordamesodermplatte sich abgegliedert hat, differenzirt erscheint, und zwar zu einer Zeit, wann das Vorderkopfmesoderm noch eine unpaare Bildung darstellt. Das präotische Mesoderm zeigt eine partielle Gliederung, die von hinten nach vorne vorwärts schreitet, und schliesslich finden sich 4 unvollständige Segmente, die denjenigen homolog sind, die von VAN WIJHE bei *Scyllium* und *Pristiurus* beschrieben werden. Das hinterste oder 4. Segment verliert bald seine Selbstständigkeit, während die 3 anderen deutlich ausgesprochene Höhlen mit epithelialen Wandungen darstellen. Gegen die Medianebene sind dieselben niemals deutlich differenzirt, sondern stehen mit der prächordalen Zellmasse in Zusammenhang, welche die Mittelebene der Kopfregion einnimmt. Die dritte Kopfhöhle — Hyoidhöhle — wandert medianwärts vor zur zweiten gegen den Augenbecher; ihr definitives Schicksal konnte ich an den mir zur Verfügung stehenden Stadien nicht feststellen. Die zweite Kopfhöhle nimmt im Verlaufe der Entwickelung immer mehr zu und steht in directem Zusammenhang mit der central gelegenen Höhle des Mandibularbogens. Von ihm gliedert sich dieselbe mit fortschreitender Entwickelung der Musculatur des Mandibularbogens ab. An ihrem anterodorsalen Umfang zeigt die Mandibularhöhle eine Ausbuchtung, die gegen den Augenbecher zu wächst und wohl abgegrenzt bleibt, auch noch zu der Zeit, wenn sich die Zellen der lateralen Mandibularhöhlenwand im umgebenden Mesenchym aufzulösen beginnen. Die erwähnte Ausbuchtung entspricht einem ähnlichen Gebilde bei den Selachiern, von dem der Musculus obliquus superior seinen Ursprung nimmt. Wesentlich verschieden von dem Entwickelungsgang der eben erwähnten Kopfhöhlen ist jener der ersten Kopfhöhle oder Prämandibularhöhle. Sie entsteht zuletzt von allen als eine solide Masse, die zunächst von dem Mandibularsegment durch eine seitliche Spalte abgegliedert erscheint. Die Trennung schreitet medianwärts vor, bis die trennenden Spalten sich in der Mittellinie treffen. Der hier gelegene Abschnitt erscheint unpaar und verbindet als „Zwischenstrang" zwei nur wenig stärker entwickelte Zellmassen, die sich lateral an den Zwischenstrang anschliessen. Das Prämandibularsegment entsteht von jenem Abschnitt der Mesodermplatte, der sich zuletzt von dem Urdarm — präoralen Darm — abgliedert. Bevor die Segmentirung bis zur Mittellinie vorgeschritten ist, haben die Enden dieser Anlage an Ausdehnung zugenommen, höhlen sich aus, und ihre Wände nehmen epitheliales Gefüge an. Auch der Zwischenstrang nimmt epithelialen Bau an, ohne jedoch ein Lumen auszubilden, wenn auch in denselben hinein die spitz auslaufenden Prämandibularhöhlen sich erstrecken. Lateral reicht

das Prämandibularsegment an die mediale Wand des Augenbechers heran; an bestimmten Stellen der Segmentwand entstehen Ausbuchtungen, deren Zellen sich in Musculatur differenziren, die, soweit das Material und die Vergleichung dieser Entwickelungsvorgänge mit anderen Thieren, z. B. *Acanthias*, es zu erschliessen erlaubt, zur Bildung der Oculomotoriusmusculatur führen. Der Zwischenstrang löst sich auf, seine Zellen gehen in Mesenchymgewebe über.

Literaturverzeichniss.

1) Semon, R., Die Furchung und Entwickelung der Keimblätter bei *Ceratodus forsteri*. Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Jena, G. Fischer, 1900.
2) —, Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere. Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des *Ceratodus forsteri*, Jena, G. Fischer, 1903.
3) Neumayer, L., Die Entwickelung des Darmkanales, von Lunge, Leber, Milz und Pankreas bei *Ceratodus forsteri*. Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Jena, G. Fischer, 1904.
4) Kupffer, C. v., Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. Heft 2. Die Entwickelung des Kopfes von *Ammocoetes planeri* u. a. O.
5) Hoffmann, C. K., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Selachii. Morph. Jahrb., Bd. XXIV.
6) Neal, The segmentation of the nervous system in *Squalus Acanthias*. Bulletin of the Museum of comparative Zoology at Harvard College, Vol. XXXI, No. 7.
7) Platt, J. B., The development of the cartilaginous skull and of the branchial and hypoglossal musculature in *Necturus*. Morph. Jahrb., Bd. XXV.
8) Goette, A., Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte der Thiere. Heft 5. Entwickelungsgeschichte des Flussneunauges (*Petromyzon fluviatilis*), Hamburg und Leipzig 1890.
9) Lwoff, B., Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei Wirbelthieren. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 1904.
10) Schultze, O., Die Entwickelung der Keimblätter und der Chorda dorsalis von *Rana fusca*. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLVII, 1888.
11) Brauer, A., I. Beiträge zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte und der Anatómie der Gymnophionen. Zool. Jahrb., 1897.
12) Koltzoff, N. K., Entwickelungsgeschichte des Kopfes von *Petromyzon Planeri*. Moskau 1902.
13) Platt, J. B., Further contribution to the morphology of the Vertebrate head. Anat. Anz., 1891.
14) van Wijhe, W., Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes, Amsterdam 1882.
15) Froriep, A., Zur Entwickelungsgeschichte des Wirbelthierkopfes. Verh. Anat. Ges., 1902.
16) Sewertzoff, Studien zur Entwickelungsgeschichte des Wirbelthierkopfes. I. Die Metamerie des Kopfes des elektrischen Rochen, Moskau 1899.
17) Lamb, A. B., The development of the eye muscles in *Acanthias*. The American Journal of Anatomy, Vol. I.
18) Gregory, E. H., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Anat. Hefte, H. 64/65.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2884

DENKSCHRIFTEN

DER

MEDICINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT

ZU

JENA.

VIERTER BAND.

RICHARD SEMON, ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN
IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

ERSTER BAND: CERATODUS.

V. LIEFERUNG.

MIT 2 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 112 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1905.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2884

Des ganzen Werkes Lieferung 24.

ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN IN AUSTRALIEN
UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

MIT UNTERSTÜTZUNG DES HERRN

DR. PAUL VON RITTER

AUSGEFÜHRT IN DEN JAHREN 1891—1893

VON

PROF. DR. RICHARD SEMON.

ERSTER BAND: CERATODUS.

V. LIEFERUNG.

Robert Bing und Rudolf Burckhardt, Das Centralnervensystem von Ceratodus forsteri. — Ivar Broman, Ueber die Entwickelung der Mesenterien, der Leberligamente und der Leberform bei den Lungenfischen. — E. H. Gregory, Die Entwickelung der Kopfhöhlen und des Kopfmesoderms bei Ceratodus forsteri.

MIT 2 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 112 ABBILDUNGEN IM TEXT.

ATLAS.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1905.

Semon, Dr. Richard, Professor, **Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel.** Mit Unterstützung des Herrn Dr. Paul von Ritter ausgeführt in den Jahren 1891—93 von Prof. Dr. Richard Semon. (Denkschr. der mediz.-naturwissenschaftl. Gesellschaft zu Jena.)

Bisher erschienen.

Erster Band: **Ceratodus.** 4 Lieferungen. Mit 24 lithogr. Tafeln und 105 Abbildungen im Text. 1894, 1898, 1901. Preis: 118 Mark.

Inhalt: Ernst Haeckel, Systematische Einleitung: Zur Phylogenie der Australischen Fauna. — Richard Semon, Reisebericht und Plan des Werkes. — Richard Semon, Verbreitung, Lebensverhältnisse des Ceratodus Forsteri. — Richard Semon, Die äussere Entwickelung des Ceratodus Forsteri. — Baldwin Spencer, Der Bau der Lungen von Ceratodus und Protopterus. — Richard Semon, Die Entwickelung der paarigen Flossen von Ceratodus Forsteri. — Richard Semon, Die Zahnentwickelung des Ceratodus Forsteri. — Hermann Braus, Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. — Richard Semon, Die Furchung und Entwickelung der Keimblätter bei Ceratodus Forsteri. — Hans Bluntschli, Der feinere Bau der Leber von Ceratodus forsteri, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Histologie der Fischleber. — L. Neumayer, Die Entwickelung des Darmkanales, von Lunge, Leber, Milz und Pankreas bei Ceratodus Forsteri. — Karl Fürbringer, Beiträge zur Morphologie des Skeletes der Dipnoer nebst Bemerkungen über Pleuracanthiden, Holocephalen und Squaliden.

Zweiter Band: **Monotremen und Marsupialier.** 5 Lieferungen (vollständig). Mit 39 lithogr Tafeln und 90 Abbildungen im Text. 1895, 1896, 1897. Preis: 97 Mark.

Inhalt: Richard Semon, Beobachtungen über die Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen nebst Notizen über ihre Körpertemperatur. — Richard Semon, Die Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier. — Richard Semon, Zur Entwickelungsgeschichte der Monotremen. — Georg Ruge, Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparate. — Hermann Klaatsch, Studien zur Geschichte der Mammarorgane. I. Teil: Die Taschen- und Beutelbildungen am Drüsenfeld der Monotremen. — F. Hochstetter, Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Blutgefässsystems der Monotremen. — Albert Narath, Die Entwickelung der Lunge von Echidna aculeata. — Albert Oppel, Ueber den Magen der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica. — Hermann Braus, Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbeltiere. — C. Emery, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Morphologie des Hand- und Fussskeletts der Marsupialier. — Albert Oppel, Ueber den Darm der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica.

Dritter Band: **Monotremen und Marsupialier II. 1. Teil.** 4 Lieferungen. Mit 32 lithogr. Tafeln und 236 Abbildungen im Text. 1897, 1898, 1899, 1901. Preis: 111 Mark.

Inhalt: Th. Ziehen, Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. I. Teil: Makroskopische Anatomie. — Fritz Römer, Studien über das Integument der Säugetiere. II. Das Integument der Monotremen. — Theodor Dependorf, Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Marsupialier. — F. Maurer, Schilddrüse, Thymus und sonstige Schlundspaltenderivate bei Echidna und ihre Beziehungen zu den gleichen Organen bei anderen Wirbeltieren. — Otto Seydel, Ueber Entwickelungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbeltiere. — Ernst Göppert, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. — Alfred Denker, Zur Anatomie des Gehörorgans der Monotremata. — C. Emery, Hand und Fussskelett von Echidna hystrix. — Th. Ziehen, Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. Ein Beitrag zur vergleichenden makroskopischen und mikroskopischen Anatomie und zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Wirbeltiergehirns. — J. F. van Bemmelen, Der Schädelbau der Monotremen.

Dritter Band: **Monotremen und Marsupialier II. 2. Teil.** 1 Lieferung. Mit 36 lithogr. Tafeln und 162 Abbildungen im Text. 1904. Preis: 80 Mark.

Vierter Band: **Morphologie verschiedener Wirbeltiere.** 3 Lieferungen. Mit 14 lithogr. Tafeln und 50 Abbildungen im Text. 1897, 1899, 1901. Preis: 48 Mark.

Inhalt: W. Kükenthal, Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen. — H. Eggeling, Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. I. Mitteilung: Die ausgebildeten Mammardrüsen der Monotremen und die Milchdrüsen der Edentaten nebst Beobachtungen über die Speicheldrüsen der letzteren. — Albert Oppel, Ueber die Zunge der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica. — H. Eggeling, Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. II. Die Entwickelung der Mammardrüsen, Entwickelung und Bau der übrigen Hautdrüsen der Monotremen. — Wolff v. Gössnitz, Beitrag zur Diaphragmafrage.

Fünfter Band: **Systematik, Tiergeographie, Anatomie wirbelloser Tiere.** 6 Lieferungen. Mit 67 lithogr. Tafeln und 19 Abbildungen im Text. 1894, 1895, 1896, 1898, 1900, 1903. Preis: 148 Mark 40 Pf.

Inhalt: A. Ortmann, Crustaceen. — E. v. Martens, Mollusken. — W. Michaelsen, Lumbriciden. — C. Ph. Sluiter, Holothurien. — O. Boettger, Lurche (Batrachia). — O. Boettger, Schlangen. — J. Th. Oudemans, Eidechsen und Schildkröten. — A. Reichenow, Liste der Vögel. — F. Römer, Monotremata und Marsupialia. — C. Ph. Sluiter, Tunicaten. — B. Haller, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von Nautilus pompilius. — Arnold Pagenstecher, Lepidoptera Heterocera. — Max Fürbringer, Lepidoptera Rhopalocera. — Max Weber, Fische von Ambon, Java, Thursday Island, dem Burnett-Fluss und von der Süd-Küste von Neu-Guinea. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Ophiuroidea. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Asteroidea. — C. Ph. Sluiter, Nachtrag zu den Tunicaten. — Marianne Plehn, Polycladen von Ambon. — W. Fischer, Gephyreen. — E. Simon, Liste der Arachniden der Semon'schen Sammlung in Australien und dem Malayischen Archipel. — J. C. H. de Meijere, Die Dipteren der Semon'schen Sammlung. — F. Zschokke, Die Cestoden der Marsupialia und Monotremata. — L. L. Breitfuss, Amphoriscus semoni, ein neuer heterocöler Kalkschwamm. — Casimir R. Kwietniewski, Actiniaria von Ambon und Thursday Island. — Eugen Burchardt, Alcyonaceen von Thursday Island (Torres-Strasse) und von Amboina. — L. S. Schultze, Rhizostomen von Ambon. — v. Linstow, Nemathelminthen. Von Herrn Richard Semon in Australien gesammelt. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Crinoidea. — L. Döderlein, Ueber einige epizoisch lebende Ophiuroidea. — L. Döderlein, Ueber „Krystallkörper". bei Seesternen und über die Wachstumserscheinungen und Verwandtschaftsbeziehungen von Goniodiscus sebae. — Carl Graf Attems, Myriopoden. — W. Weltner, Süsswasser-Schwämme. — Ernst Schulz, Die Hornschwämme von Thursday Island und Amboina. — Oswald Kieschnick, Kieselschwämme von Amboina. —

Fortsetzung auf Seite 3 des Umschlags.

Tafel XLII.

Tafel XLII.

Gehirn eines erwachsenen Exemplares von *Ceratodus*; 10-fach vergr.

Fig. 1. Lateraler Sagittalschnitt.
„ 2. Querschnitt durch die Vorderhirnhemisphären.
„ 3. Querschnitt durch den postvelaren Plexusabschnitt und die caudalen Basalpartien des Vorderhirns.
„ 4. Querschnitt durch die Mittelhirngegend.
„ 5. Querschnitt durch das Cerebellum.
„ 6. Querschnitt durch das Rautenhirn.

Tract. ggl hab. ad mesenc.

Mittel

1.

Tract strio - infundib

2.

3.

4.

5.

6.

Verl. v. Gustav Fischer, Jena.

Tafel XLIII.

Tafel XLIII.

Fig. 55—57. Reconstructionsmodell der cranialen Partie der entodermalen Darmanlage und des Mesenterialrecesses (in Abguss, blau) eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 46. — Fig. 55 von der ventralen, Fig. 56 von der dorsalen und Fig. 57 von der rechten Seite gesehen. 50 : 1.

„ 58. Aehnliches Reconstructionsmodell eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 47, von der rechten Seite gesehen. 50 : 1.

„ 59—61. Aehnliches Reconstructionsmodell eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium $47^1/_2$. Fig. 59 von der ventralen, Fig. 60 von der dorsalen und Fig. 61 von der rechten Seite gesehen. 50 : 1.

Die Schnittflächen sind schraffirt. *a* craniale Schnittfläche des Vorderdarmes (*Vd*); *Hcr* Hiatus communis recessuum (Foramen Winslowi); *Lg* entodermale Lungenanlage; *Spd* craniale Partie des Spiraldarmes; *B. om* Abguss der Bursa omentalis, aus dem Recessus hepato-entericus (*R. h-e* oder *R. hep-ent*) + Recessus pneumato-entericus (*R. pn-ent*) + Recessus pneumato-hepaticus (*R. pn-hep*) + Recessus pancreatico-entericus (*R. pc-e*) bestehend.

55

Vc

Spd

59

R.hep.ent

Hcr.(F.W)

60

56.

Vi

Rh-e

Hcr

Spd

61

Vi

Hcr(FW)

58.

Vd

Lc

R.hep.ent

Spd

57

Vd

Lc

Spd

Fortsetzung von Seite 2 des Umschlag

Bisher erschienen.

W. Weltner, Hydroiden von Amboina und Thursday Island. — Johann Staub, Neue Nemertinen aus Amboina. — K. M. Heller, Systematische Aufzählung der Coleopteren. — G. Horváth, Hemiptera. — Ernst Hentschel, Gorgonacea von Amboina und Thursday Island. — Eugen Burchardt, Alcyonaceen von Thursday Island (Torres-Strasse) und von Amboina. II. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Echinoidea. — Maximilian Meissner, Liste der von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Bryozoen. — Johannes Thiele, Proneomenia amboinensis n. sp. — Ant. Collin, Verzeichnis der von Professor R. Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Polychäten. — Hermann August Krauss, Orthopteren aus Australien und dem Malayischen Archipel, gesammelt von Professor Dr. Richard Semon. — Paul Matschie, Die Chiropteren, Insectivoren und Muriden der Semon'schen Forschungsreise.

Soeben erschien:

Festschrift zum achtzigsten Geburtstage des Herrn Geheimen Regierungsrats Prof. Dr. Karl Möbius in Berlin. Mit 20 Tafeln und 10 Abbildungen im Text. Preis: 36 Mark.

Inhalt.

Dahl, Friedr., Karl August Möbius.
von Martens, Ed., Koreanische Süßwasser-Mollusken. Mit Tafel 1—3, 1 Karte und 3 Abbildungen im Text.
Michaelsen, W., Revision von Heller's Asciden-Typen a. d. Museum Godeffroy. Mit Tafel 4.
Strebel, Hermann, Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna d. Magalhaen-Provinz. Mit Tafel 5.
Kraepelin, Karl, Die geographische Verbreitung der Scolopendriden.
Verhoff, Karl W., Ueber die Entwicklungsstufen der Steinläufer, Lithobiiden, und Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. Mit Tafel 6—8 und 1 Abbildung im Text.
Höck, F., Tierreiche und Pflanzenreiche des Landes.
Brandt, K., Zur Systematik der koloniebildenden Radiolarien. Mit Tafel 9—10.
Lohmann, H., Die Appendicularien des arktischen und antarktischen Gebiets, ihre Beziehungen zueinander und zu den Arten des Gebiets der warmen Ströme. Mit Tafel 11—12.
Hartmeyer, R., Asciden von Mauritius. Mit Tafel 13 und [illegible] Abbildungen im Text.
Pfeffer, G., Die zoogeographischen Beziehungen Südamerikas, betrachtet an den Klassen der Reptilien, Amphibien und Fische.
Thiele, Joh., Ueber einige stieläugige Krebse von Messina. Mit Tafel 14—16.
Kolbe, H. J., Ueber die Lebensweise und die geographische Verbreitung der coprophagen Lamellicornier. Mit Tafel 17—19.
Kuhlgatz, Th., Beitrag zur Kenntnis der Metamorphose geflügelter Heteropteren. Mit 13 Abbildungen im Text.
Matzdorff, Karl, Ueber die Bedeutung des Begriffs der Biocönose für den biologischen Schulunterricht.
Spengel J. W., Betrachtungen über die Architektonik der Tiere.

Vor kurzem erschien:

Die Inlandstämme der Malayischen Halbinsel. Wissenschaftliche Ergebnisse einer Reise durch die Vereinigten Malayischen Staaten von Dr. **Rudolf Martin**, a. o. Professor der Anthropologie und Direktor des Anthropologischen Instituts der Universität Zürich. Mit 137 Textabbildungen, 26 Tafeln und 1 Karte. Preis: 60 Mark.

Die in diesem Werke enthaltene monographische Bearbeitung der Inlandstämme der Malayischen Halbinsel ist das Ergebnis einer im Frühjahr und Sommer 1897 zum Studium dieser unternommenen Reise durch die Vereinigten Malayischen Staaten.

Aber nicht nur die eigenen Ergebnisse bietet der Verfasser, sondern er war auch bestrebt, dieselben durch Einarbeitung der ausgedehnten, weitschichtigen und zum Teil schwer zugänglichen Literatur zu vertiefen, um dadurch ein möglichst vollständiges und klares Bild der bis dahin so verworrenen anthropologischen Verhältnisse der Malayischen Halbinsel zu gewinnen. So dürfte die vorliegende Monographie ein vollständiges Bild unseres gegenwärtigen Wissens über die Inlandstämme der Halbinsel darstellen.

Das ganze Werk zerfällt in vier Abschnitte. Der erste behandelt die Geographie und Geschichte der Malayischen Staaten; er hat den speziellen Zweck, das gesamte Milieu zu schildern, aus welchem heraus die spezifischen Lebensformen der Inlandstämme verstanden werden können. Das historische Kapitel wurde von dem Verfasser hauptsächlich deshalb geschrieben, um den Nachweis zu erbringen, daß die Inlandstämme erst spät in den Gesichtskreis anderer Völker traten und daß Mischungen mit fremden Kolonisten nur in sehr beschränktem Grade stattgefunden haben können. Das Kapitel über die historische und politische Entwickelung der Malayischen Staaten, die auf dem Kontinent noch fast ganz unbekannt sind, dürfte bei der heutigen politischen Lage in Ostasien auch weitere Kreise interessieren.

Der zweite physisch-anthropologische Teil behandelt die körperliche Beschaffenheit der genannten Stämme, besonders der primitiven kymotrichen Senoi und zwar sowohl nach den Beobachtungen des Verfassers an Lebenden, als nach eingehenden Untersuchungen an Skeleten. Dabei werden auch eine Reihe prinzipieller Fragen, die heute mitten in der anthropologischen Diskussion stehen, erörtert.

In dem dritten ergologischen Abschnitt ist die Gesamtheit der materiellen und geistigen Kultur zur Darstellung gelangt.

Dieser Teil des Werkes dürfte gerade für weitere wissenschaftliche Kreise von hohem Interesse sein, da eine zusammenfassende Darstellung der Kulturverhältnisse der genannten Stämme bis heute noch nicht vorhanden ist.

Ein letzter, vierter Teil sucht die genetiscchen Beziehungen der Inlandstämme unter sich und zu benachbarten Varietäten aufzudecken.

Die reproduzierten Typen- und Landschaftsbilder sind ohne Ausnahme nach eigenen photographischen Aufnahmen des Verfassers hergestellt und sämtliche Photographien ohne Retouche reproduziert.

DENKSCHRIFTEN

DER

MEDICINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT

ZU

JENA.

VIERTER BAND.

RICHARD SEMON, ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN
IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

ERSTER BAND: CERATODUS.

V. LIEFERUNG.

MIT 2 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 112 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1905.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2884

Des ganzen Werkes Lieferung 31.

ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

MIT UNTERSTÜTZUNG DES HERRN

DR. PAUL VON RITTER

AUSGEFÜHRT IN DEN JAHREN 1891—1893

VON

PROF. DR. RICHARD SEMON.

ERSTER BAND: CERATODUS.

VI. LIEFERUNG.

Alfred Greil, Entwickelungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefäßsystems von Ceratodus forsteri.
Erster Theil: Gesammtentwickelung bis zum Beginn der Blutzirkulation.

MIT 22 TAFELN UND 264 THEILWEISE BUNTEN FIGUREN IM TEXT.

TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1908.

Entwickelungsgeschichte
des
Kopfes und des Blutgefässsystemes
von
Ceratodus forsteri.

Erster Theil:

Gesammtentwickelung bis zum Beginn der Blutzirkulation.

Von

Alfred Greil,

Innsbruck.

Mit den Tafeln XLIV—XLVIII, LVII—LX, LXII/LXIII, LXXII—LXXIV, LXXVI—LXXIX, LXXXI—LXXXIV und 264 theilweise bunten Figuren im Text.



Vorwort.

Seit der an Hühnerkeimen angestellten grundlegenden Pionirarbeit des Altmeisters der vergleichenden Ontogenie, dessen Andenken die vorliegenden Untersuchungen gewidmet sind, seit dem Erscheinen der Monographien Balfour's und Goette's über die Entwicklungsgeschichte zweier Anamnier, seit der Herausgabe des Duval'schen Atlas der Embryogenese des Hühnchens ist, abgesehen von den übersichtlichen Keibel-schen Normentafeln, der Versuch nicht wiederholt worden, die Entstehung und den Ausbau der Organisation eines Wirbelthieres in allen einzelnen Etappen der Entwicklung in geschlossener Darstellung zu schildern, um das Ineinandergreifen der in allen Schichten und Richtungen gleichzeitig fortschreitenden Entwicklungsvorgänge, die strenge gegenseitige Abhängigkeit und innere Anpassung der einzelnen in beengtem und ringendem Wachsthume entstehenden Situationen und der in diesen einsetzenden geweblichen Sonderungen und Erwerbungen in ihrer Gesammtheit einheitlich und harmonisch zu veranschaulichen. Das Lohnende und Dankbare einer solchen abgerundeten Untersuchung empfand der Verfasser bei einer, auf O. Hertwig's grundlegenden Ermittelungen über die Keimblätterbildung fussenden und die Cölomtheorie bestätigenden Bearbeitung der Urodelenentwicklung in vollem Maasse, als er mit der Aufgabe betraut ward, am kostbaren Semon'schen *Ceratodus*-Material die Entstehung des Herzens zu schildern. Schon eine flüchtige Durchmusterung der Serien liess erkennen, dass sich *Ceratodus*, das lebende Fossil der Lurchwerdung zur Durchführung der an Urodelen nahezu vollendeten Arbeit viel besser eignen würde und die Ontogenie der Amphibien auf jener des Molchfisches basiren müsse. In sehr erfreulicher und dankenswerther Weise willigte der verdienstvolle Züchter, Bearbeiter und Erforscher des trefflichen Materiales, Herr Professor Semon, sowie Herr Geh. Rat Professor Fürbringer und der so überaus conciliante Verleger, Herr Dr. G. Fischer, dessen äusserstes Entgegenkommen mich zu grösstem Danke verpflichtet, in die wesentliche Erweiterung des anfangs so eng gesteckten Rahmens des Beitrages zu den Semon'schen Forschungsreisen ein. So konnte im Anschlusse an Semon's Darlegungen über die Furchung und Keimblätterbildung des *Ceratodus*, in Ausnützung der an Amphibien gesammelten Erfahrungen — sowohl für die Technik der Behandlung des in vollem Maasse und grösster Liberalität freigestellten Embryonenmateriales, wie hinsichtlich der Untersuchung und des Reconstructionsprogrammes — daran gegangen werden, die Entwicklung des *Ceratodus* mit den modernen Hilfsmitteln der plastischen Reconstruction einer geschlossenen, systematischen Bearbeitung zu unterziehen. Mit aller Hingabe theilten sich sodann die Herren Dr. med. Lothar Ebersberg, cand. med. Josef Gasser und Josef Haerdtl in die schwierige Arbeit der bildlichen auf $^2/_5$ verkleinerten Wiedergabe der Wachsplattenmodelle. Mit künstlerischem Geschicke hat Herr J. Wenzl in Wien einige prägnante mikroskopische Bilder angefertigt, die von Werner und Winter in trefflicher Weise reproducirt wurden. Meine Frau war mir unermüdlich bei der Anfertigung der Textabbildungen behilflich. So blieb also in Würdigung der phyletischen Dignität und der Kostbarkeit des Materiales kein Hülfsmittel der Darstellung unversucht, um die Anschaulichkeit der erhobenen, auch durch zahlreiche, entsprechend ausgewählte und etwas schematisirte Serienschnittbilder im Texte illustrirten Befunde zu erhöhen und damit an einer so primitiven Form eine neue breite Grundlage zu einer umfassenden vergleichenden Embryogenie der Wirbelthiere zu gewinnen. — Unser Bestreben ist doch darauf gerichtet, Einblick in die Bedingungen des Wachsthums, der zellenstaatlichen Sonderungen und Organbildungen, des Ringens und der geweblichen Differenzirung der Zellcomplexe zu erlangen —

soweit dies eben durch morphologische Untersuchungen möglich ist. Nur der umfassende Vergleich der ganzen lückenlosen Stadienfolge des in aller Anschaulichkeit reconstructiv durchgearbeiteten Werdeganges der Wirbelthiere kann über die Bedingungen der grossen einheitlichen Entwicklungsbahnen, der Wachsthums- und Differenzirungslagen und die Eigenart ihrer phyletischen Wiederholung und Variation bei der Erwerbung der Gestaltungen Aufschluss geben und damit Einblick in das Wesen des biogenetischen Grundgesetzes und des Vererbungsmechanismus gewähren. Der morphologische Vergleich der zellenstaatlichen Wachsthumserscheinungen und der geweblichen Sonderungen deckt an diesen so mannigfach variirten Naturexperimenten auch bereits wichtige Bedingungen solcher Entscheidungen und Erwerbungen insbesondere der Differenzirungsbereitschaft gleichartiger Zellen auf, wenngleich die letzten Fragen die Cellularphysiologie betreffen und vorwiegend auf biochemischen und mikrophysikalischem Gebiete liegen.

Die ersten vier Capitel behandeln die Gesammtentwicklung des *Ceratodus* im Anschlusse an SEMON's Darlegungen bis zum Beginne der Blutcirculation (d. h. bis zum Stadium 38) und hinsichtlich der Schwanzentwicklung auch ältere Stadien. In den drei folgenden Capiteln stehen die Vorgänge, welche sich im Bereiche des *Ceratodus*-Kopfes, vor dem achten Segmentpaar abspielen, die Leistungen und Erwerbungen des vorderen unsegmentirten und des sich segmentirenden Kopfabschnittes, insbesondere die Eigenart ihres Wachsthumes und gegenseitigen Ringens im Vordergrunde des Interesses. Bildet doch das Kopfproblem, seit GOETHE am Lido an einem ausgebleichten Schafschädel seine geistvolle Hypothese aufstellte, das vornehmste, durch seine complexe Beschaffenheit so überaus verlockende Hauptproblem der Morphologie, da es den ausdrucksvollsten und wesentlichsten Erwerb der Wirbelthierorganisation behandelt. Die Wurzeln dieses Problems der Urgeschichte des Kopfes, welches nicht zu sehr in Einzelfragen zersplittert werden darf, liegen in der Frage, wie und unter welchen Bedingungen des beengten, in allerletzter Linie im polarbilateralen Eiwachsthum begründeten ungleichen und geradezu überschäumenden Wachsthumes die dorsalen und die visceralen Formationen, ihre Sonderungen und gewaltigen Leistungen im vorderen Körperahschnitte entstehen, welche Unterschiede das nach vorn und nach hinten gerichtete Wachsthum der dorsalen Abschnitte der Keimblätter aufweist, welche Widerstände und Auswege, welche Entspannungen in diesem Ringen der Zellcomplexe und Gewebe zustande kommen. So liegen also die Fundamente zur rationellen Erfassung des Kopfproblems durchaus auf ontogenetischen, entwicklungsdynamischen Gebiete und die Entwicklung wird als complexer Vorgang des cellulären und zellenstaatlichen Wachsthumes und der Ausnützung der auf diese Weise durchaus epigenetisch geschaffenen Situationen und Differenzirungslagen auch zum bedeutsamsten Documente der Vergangenheit, zum verlässlichsten Berather in der Frage nach dem phyletischen Erwerbe des Craniums. Wenn wir die Bedingungen und Etappen des ontogenetischen Erwerbes was immer für einer Formation in möglichster Anschaulichkeit restlos in ihrer Combination und Variabilität im Vergleiche niederer und höherer Formen aufgedeckt haben werden, dann ist der ontogenetische Process erklärt, und dann wird auch der phyletische Erwerb dieser Wachsthumsbedingungen und -erscheinungen bei den Ascendenten nicht mehr nur vermuthungsweise discutirt werden. — Die mannigfachen Instanzen des complexen Erwerbes des Wirbelthierkopfes erheischen eine besonders sorgfältige, übersichtliche und exacte Reconstruction der auf einander folgenden Entwicklungslagen und -Zustände, denn nur auf diese Weise kann die Dynamik der Cephalogenese, das Ringen der einzelnen in beengten überaus kräftigen und anhaltenden Wachsthum entstandenen, sich ausbreitenden, bedrängenden und concurrirenden Derivate der Keimblätter und deren selbstständige und gemeinsame Erwerbungen von den ersten Anfängen in all' den so vielseitigen Complicationen erfasst werden. Haben wir aber an der überaus markanten Ontogenese einer so wichtigen und ursprünglichen holoblastischen Form, wie *Ceratodus*, des recenten Vertreters des im Devon weit ausgebreiteten Geschlechtes der Lurchfische, des Vorläufers der Amphibien, die Principien der Entwicklungsdynamik erkannt und den epigenetischen Charakter des Werdeganges klargestellt, dann werden auch markante Vertreter anderer Wirbelthierclassen und -ordnungen in derselben Weise reconstructiv durchzuarbeiten sein, wozu in der Literatur bereits werthvolle Ansätze vorliegen. Auf den ersten Blick werden dann die einheitlichen fundamentalen Entwicklungsbedingungen von den Sonderbedingungen dieses morphologischen Geschehens aus einanderzuhalten sein, es werden insbesondere die secundär erworbenen zum Theil durch veränderte Aussenbedingungen und Nebenumstände hervorgerufenen Varianten der Cephalogenese offenkundig werden. So

wird sich Glied an Glied in der Vergleichungskette zur Controlle und Erweiterung der an primitiven Formen gewonnenen Erfahrungen reihen.

Die Bearbeitung des Gefässsystemes schliesst naturgemäss im ganzen Verzweigungsgebiete auch die Behandlung der Entstehung und Lagerung der nachbarlichen Gebilde ein, zu welchen die Gefässe in topische Beziehungen treten, oder welche durch den Verlauf des ernährenden Blutstromes unter günstige Stoffwechselbedingungen, in eigenartige Wachsthums- und Differenzirungslagen von weiter Perspective gerathen. So leiten und compliciren die Gefässe den Weg der Untersuchung in so weitgehendem Maasse, dass die Analyse der Entstehung und des Ausbaues des Gefässsystemes wichtige Partien der Gesammtentwicklung insbesondere der entwicklungsdynamisch so überaus interessanten Topogenese erschliesst.

Stets wurde nach einem innigen Anschlusse an die Darstellungen, welche in den vorhergehenden Lieferungen des Reisewerkes gegeben sind, getrachtet, um diese durch Einordnung in ein harmonisches Gesammtbild voll zur Geltung zu bringen, andererseits die Ontogenie des *Ceratodus* möglichst abzurunden und Lücken auszufüllen. Manches wird noch späterer Detailuntersuchung und der Controlle und Erweiterung durch den Vergleich vorbehalten bleiben; immerhin wird aber, wenigstens in den grossen Zügen ein gewisser Grad von Geschlossenheit und Einheitlichkeit der Darstellung zu erreichen sein. Die vorliegende descriptive Analyse behandelt ausschliesslich das SEMON'sche *Ceratodus*-Material bis zum Stadium 48 (18 mm Körperlänge). Die Organisation zweier *Ceratodus*-Jungfische von 50 und 62 mm, welche wir der Liberalität weiland Professor VAN BENEDEN's verdanken, ist bereits in voller Bearbeitung und wird im Vergleiche mit den Befunden an einem *Protopterus*-Jungfische der STUHLMANN'schen Sammlung andernorts zu veröffentlichen sein, woselbst auch eine zusammenfassende, vergleichende Darstellung der Craniogenese gegeben werden wird.

Das Bestreben, die an *Ceratodus*-Embryonen erhobenen Befunde im Vergleiche mit den an anderen Anamniern, insbesondere den Amphibien zum grossen Theil in eigenen Untersuchungen erhobenen Befunden zu verwerthen, führte in den ersten vier Capiteln zu einer die förderliche Grenze überschreitenden Weiterung der Darstellung. Heute erscheint dieser Schritt überhastet und verfrüht, zumal lediglich in Folge zeitlicher Beschränkung nicht in ausreichender Menge Untersuchungsmaterial gewonnen und auch die Literatur nicht vollständig berücksichtigt werden konnte. Das letzte Wort wird in vielen Fragen erst dann gesprochen werden können, wenn die in Vergleich gestellten Species in gleichartiger, einheitlicher Weise untersucht und vor allem reconstructiv durchgearbeitet sind. An den in monographischen Abhandlungen niedergelegten Abbildungen übersichtlicher Modelle und von in verschiedenen Ebenen gelegten, auf einander bezogenen Schnitten durch Embryonen correspondirender Entwicklungsgrade wird erst über die Art und die Bedingungen der betreffenden Erscheinungsweisen und ihrer Varianten ein einwandfreies Urtheil gefällt werden können. Es wurde daher in den Capiteln V—VII in Befolgung eines von Excellenz E. HAECKEL gegebenen Rathschlages eine engere Concentration auf die Schilderung der bei *Ceratodus* erhobenen Befunde angestrebt, wobei die Erhebungen an anderen Formen in der Deutung zwar verwerthet, jedoch nicht in solcher Breite erörtert wurden, wie in den vorhergehenden Capiteln. Jene verfrühten, namentlich die Keimblätterbildung der Amnioten behandelnden, vergleichenden Bemerkungen der vier ersten Capitel sollten in einem besonderen Nachtrage zu denselben ergänzt und berichtigt werden, welcher jedoch aus vollkommen berechtigten äusseren Gründen von der Redaction namentlich hinsichtlich der Abbildungen so erheblich eingeschränkt werden musste, dass diese Darlegungen selbständig zusammengefasst wurden, um ERNST HAECKEL, dem Begründer der Gasträatheorie, bei Vollendung seines 80. Lebensjahres überreicht zu werden.

Die Abfassung dieser vergleichenden und berichtigenden Darlegungen über die Embryogenese der Wirbelthiere führte nun in allgemeiner erkenntnisstheoretischer Beziehung zu einem Umschwunge der Anschauung über das Wesen der Entwicklung. Die vier ersten Capitel sind noch im Banne der Mosaiktheorie und der Determinantenlehre geschrieben, in der Erwartung, dass die von den Entwicklungsmechanikern mit so verblüffender Zuversicht vertretenen Deutungen experimentell erzwungener Erscheinungen an Wirbellosen eine einwandfreie verlässliche Basis für die von ihnen vertretenen präformistischen und neoevolutionistischen Theorien seien und principiell auch für Wirbelthiere Geltung hätten. Schon damals ergaben sich ganz im Stillen Zweifel an der Zuverlässigkeit dieser Auffassungen, und so schien es dem Verfasser in Anbetracht der grossen Tragweite solcher Entscheidungen unabweisbar, die wichtigsten Bollwerke der Mosaiktheorie und Determinantenlehre einer objectiven Prüfung zu unterziehen, was für einen sich vorwiegend auf die Wirbelthiere beschränkenden Anatomen immerhin ein kleiner Entschluss war und den Abschluss des Beitrages zum Reisewerke erheblich verzögerte. Jene objective Prüfung der Versuchsergebnisse an Wirbellosen ergab nun, dass die betreffenden Experimente zumeist ohne die entsprechenden Gegenproben angestellt, und die letzteren nicht einmal calculirt

worden sind. Es lassen sich daher aus dem heute vorliegenden Material trotz seiner Reichhaltigkeit durchaus keine Beweise für die Mosaiktheorie und die Lehre von organbildenden Substanzen u. dgl. Mystica ableiten. Ein Theil der bei der Lectüre der an *Amphioxus* und Ascidien, an Echiniden, Mollusken, Anneliden und Nemertinen, an Ctenophoren und an Nematoden erhobenen Experimentalbefunde sich aufdrängenden offenen Fragen und Einwände wurde in den inzwischen erschienenen „Richtlinien des Entwicklungs- und Vererbungsproblemes" erörtert, in denen auch weitere, allgemeine Consequenzen aus dem neu gewonnenen Einblicke in das epigenetische Princip der ontogenetischen zellenstaatlichen Erwerbungen und des biogenetischen Grundgesetzes gezogen worden sind. Unter dem Eindrucke dieser Excursionen ins Gebiet der Wirbellosen, welche namentlich hinsichtlich der Bedingungen und Erscheinungen der zumeist einfacheren ersten Entwicklungsstadien eine lehrreiche Mannigfaltigkeit aufweisen, wurden die Capitel V—VII von anderen Gesichtspunkten als die vorhergehenden abgefasst; sie werden die Ueberlegenheit einer dem epigenetischen Grundcharakter der Entwicklung d. h. der epigenetischen Evolution cellulärer Potenzen in einem Zellenstaate Rechnung tragenden descriptiven Analyse der Wachsthums- und der Differenzirungserscheinungen über die Voraussetzungen und die Forschungsmethodik der Entwicklungsmechaniker erweisen, welche Ernst Haeckel in weit ausschauendem Blicke und klarer Kritik als thöricht und unfruchtbar bezeichnet hat. Die Unzulänglichkeit der vier ersten Capitel wurde nach Thunlichkeit in den folgenden Capiteln und im Schlussworte eingeschränkt und soweit es möglich war, manches ergänzt, denn die Entwickelung ist in erster Linie wie ein Ringkampf in all' den epigenetisch sich ergebenden Phasen des stets beengten und ungleichen Theilungswachsthumes zu verfolgen, welches als complexe celluläre Erscheinung die rohe Kraft des zellenstaatlichen Bauens bedeutet. An zweiter Stelle steht die structurelle Productivität des Zellplasmas in den unzähligen und mannigfaltigen Differenzirungslagen der Histogenese. Die Leistungen und Erwerbungen der epigenetischen Evolution und Anpassung solch vereinter cellulärer Thätigkeit, die Erscheinungen der Entwicklungsdynamik müssen von allem Anfange an verfolgt werden, denn an einzelnen herausgegriffenen Stadien sind die nächsten bereits bestehenden und erworbenen Bedingungen der jeweiligen Situationen, der Wachsthums- und Differenzirungslagen nur unvollkommen zu erkennen und zu überblicken. Die descriptive Analyse der Entwicklungsdynamik, d. h. der Bedingungen der Entfaltung cellulärer Potenzen und Functionen bei der Begründung, und dem Ausbaue eines Zellenstaates macht uns vorsichtiger und sicherer bei der Schilderung, Beurtheilung und Vergleichung der auf einander folgenden Entwicklungszustände und jeweils bereits vollzogenen Erscheinungen. Manche gewagte Speculation wäre unterblieben und als indiscutabel erachtet worden, wenn der Frage „was geschieht" die Frage nach dem „wie" unmittelbar gefolgt wäre. Die Aufdeckung aller Bedingungen des Geschehens, der Erwerbungen vereinter cellulärer Wirksamkeit unter Bedingungen, welche nur die Gemeinsamkeit im Zellenstaate schaffen kann, ohne jede willkürliche Bevorzugung von Einzelbedingungen — indem „Eins wie Alles" geachtet wird, ist das einzige Hauptziel der Forschung, die einzige Richtlinie zur Erlangung einer eindeutigen Erklärung, zur klaren Erkenntniss der Erscheinungen und Erwerbungen cellulärer und zellenstaatlicher Thätigkeit in der Ontogenese und Phylogenese — und das verlässlichste Kriterium der vergleichenden Morphologie.

Die Schwierigkeiten, welche sich der Erforschung der Entwicklungsdynamik entgegenstellen, mehren sich bei jedem Entwicklungsschritte; sie können nur durch gemeinsame Arbeit des Morphologen mit dem Physiologen und Chemiker überwunden werden; um so wichtiger erscheint es vor allem, die grundlegenden ersten Phasen, welche einfachere Verhältnisse darbieten, klar zu erfassen und die Ausgangssituation in ihrer Eigenart und Entstehung zu analysiren. Aber auch bei diesen einfacheren, in den ersten Entwicklungstagen und -wochen an kleineren primitiven Zellenstaaten sich abspielenden Vorgängen und Erwerbungen bleibt noch manche Frage offen, manche Entscheidung kann vielleicht, wenn es äussere Bedingungen und Umstände gestatten, auf Grund eines von der descriptiven Analyse der Entwicklung klipp und klar aufgestellten Programmes durch Experimentaluntersuchungen einer eclatanten Controle und Entscheidung, einer Probe aufs Exempel unterzogen werden. Es erheben sich neue Fragen und neue Ziele im Einzelnen, doch stets im Rahmen der von Ernst Haeckel 1875 abgesteckten „Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte", für die es kein Gestern geben wird, denn sie leiten immerdar nach vorn zur sicheren und erhebenden Erforschung der Wahrheit.

Innsbruck, Weihnachten 1912.

Alfred Greil.

Inhaltsübersicht.

Capitel V. Entwicklungsvorgänge während der Stadien 39—44 (bis zur Entstehung der Kiemenknötchen, erste Woche des Freilebens).

Capitel VI. Entwicklungsvorgänge während der Stadien 45—47 (vom Auftreten der vorderen bis zur Entstehung der hinteren Extremitätenknospen, von der zweiten bis zur sechsten Woche des Freilebens).

I. Entwickelungsvorgänge bis zur Vereinigung der Medullarwülste (Stadium 25).

In seinem Beitrage „Die Furchung und die Entwickelung der Keimblätter" hat SEMON (1901) die ersten Entwickelungsvorgänge am *Ceratodus*-Ei dargestellt und gezeigt, wie die ersten Blastomeren bei ihrer Theilung förmlich um die Herrschaft über den grobkörnigen, centralen Dotterkern ringen, der sie bis in die dritte Theilungsphase zusammenhält und daran verhindert, so wie beim *Amphioxus* (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 1—5) unter Bildung einer centralen Furchungshöhle auseinanderzuweichen. Die beiden ersten Furchen sind in typischer Weise genau senkrecht auf einander gestellt und treten am animalen Pole auf. Ein von SEMON auf Taf. 31, Fig. 9 abgebildeter Latitudinalschnitt durch ein Vierzellenstadium lässt Grössenunterschiede zwischen den beiden Blastomeren, mithin eine gewisse Bilateralität erkennen, die ich im Texte nicht erwähnt finde. Dieser, sicherlich vollkommen objectiv dargestellte Befund erscheint — sofern nicht ein Schiefschnitt vorliegt! — mit Rücksicht auf die bei anderen Wirbelthieren erhobenen ähnlichen Befunde, sowie die von VAN BENEDEN (1884) an *Clavellina*, von CERFONTAINE (1905) an *Amphioxus* gemachten Beobachtungen von grossem Interesse. Die beiden grösseren Blastomeren dürften der späteren Ventralseite, die beiden kleineren der späteren Dorsalseite entsprechen. In der dritten Theilungsphase wird das Ei meist (nicht immer) durch zwei weitere Meridionalfurchen in 8 Blastomeren getheilt — anders als bei den Urodelen, deren dritte Furchungsebene, so wie beim *Amphioxus*, in der Regel latitudinal eingestellt ist (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 16). Von dieser Phase an, welcher zunächst drei latitudinale Theilungen folgen, vollzieht sich die weitere Durchfurchung in ganz unregelmässiger Weise, ja schon in der dritten Theilungsphase weisen kaum 30 Proz. der Eier in voller Regelmässigkeit den vorerwähnten Typus auf (p. 307). „Durch fortgesetzte weitere Theilungen, die von der 7. Phase an nicht mehr in ihrem weiteren Ablaufe verfolgt werden können, entsteht nun eine grosszellige und aus dieser eine kleinzellige Blastula, mit grosser Furchungshöhle und sehr deutlich ausgeprägtem Unterschied in der Zellgrösse am vegetativen und animalen Eipole" (p. 309). Bereits im Stadium 10 beginnt nun ein Process, der bei den Wirbelthieren allgemein verbreitet ist. Durch tangentiale Theilungen werden von den Makromeren des vegetativen Poles, aber auch von den übrigen Elementen der Blastula Tochterzellen ins Innere abgefurcht, die also keinen Antheil an der Begrenzung der äusseren Oberfläche nehmen und frei in der die Furchungshöhle erfüllenden Flüssigkeit suspendirt erscheinen. Auf diese Weise sammelt sich im Innern der Blastula ein anfangs locker gefügter Zellcomplex an, der sich auch durch selbständige Theilung seiner Elemente weiter vermehrt und die sog. Dotterzellenmasse repräsentirt (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 18 [Schema]; SEMON, Taf. 31, Fig. 13, 14). Solche Zellen fehlen der Coeloblastula des *Amphioxus* (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 5), dessen einschichtiger Wandung nur die äussere Zellschichte entspricht. Der Umstand, dass diese Dotterzellenmasse von sämmtlichen, zu so verschiedenartigen Leistungen qualificirten Elementen der Blastula nach innen abgefurcht wird, ist bestimmend

für die morphologische Beurtheilung derselben. Bei *Ceratodus* wird die Dotterzellenmasse zum grössten Theile von den Elementen der vegetativen Eihälfte abgefurcht, mit denen sie in innigen Zusammenhang tritt. Die Blastomeren des animalen Poles ordnen sich in eine Schichte, die das Dach der Furchungshöhle bildet. Bei den Amphibien bilden die Elemente des animalen Poles eine zwei- bis drei- (*Triton*) oder mehrschichtige Zellplatte, mit der die von ihr abgefurchten centralen Dotterzellen nur lose zusammenhängen. Bei *Triton* ordnen sich dann diese Schichten in eine einfache Lage cylindrischer oder prismatischer Zellen ein. Damit wird dann ein Zustand erreicht, der bei *Ceratodus* schon vom Auftreten der Furchungshöhle an besteht (vergl. SEMON, Taf. 3, Fig. 11—15, sowie RUFFINI's Photogramme, 1907).

Nicht minder erheblich beeinflusst die Dotter(zellen)masse den Ablauf der Gastrulation, welchen SEMON an zahlreichen Oberflächenansichten zur Darstellung gebracht hat. An der Unterfläche des linsenförmigen Eies (Stadium 12) gewöhnlich in einem mittleren Bezirke zwischen dem Centrum des vegetativen Poles und dem Aequator, entsteht ein nahezu geradliniger Querspalt, der sich mit seinen Enden wie bei den Amphibien zu einer halbkreis- oder hufeisenförmigen Einsenkung vergrössert (p. 314). Indem die Schenkel des Hufeisens nach abwärts wachsen und sich vereinigen, kommt ein geschlossener, zuweilen kreisförmiger, meist aber elliptischer, hufeisenförmiger Urmund zu Stande, der in seinem Umkreise den Dotterpfropf umfasst (Stadium 14, 15, p. 315). Ueber die einleitenden Vorgänge im Innern der Blastula, bezw. Gastrula macht SEMON keine weiteren Angaben, er konnte nicht entscheiden, ob die Bildung der Urdarmhöhle „durch einen Spaltungsprocess inmitten der Dotterzellen, oder aber durch einen wirklichen Invaginationsprocess stattgefunden hat. Sicher aber verläuft der weitere Fortgang der Gastrulation unter der Wirkung lebhafter Wucherungsprocesse, die von der dorsalen Lippe ausgehen“ (p. 315). „Das überall mit einem deutlichen Lumen versehene Urdarmsäckchen“, bemerkt SEMON weiter, „zeigt in Bezug auf seine Wandung ein verschiedenartiges Verhalten. Die Zellen seiner dorsalen, unter dem Ektoderm liegenden Wandung sind klein, den Ektodermzellen ähnlicher und gehen in letztere an der zuerst geradlinigen, dann hufeisenförmigen dorsalen Urmundlippe allmählich über. Man findet in ihnen und an der dorsalen Urmundlippe zahlreiche Mitosen — alles unzweideutige Zeichen, dass hier ein lebhafter Wucherungsprocess der Zellen stattfindet. Dieser Process ist wohl sicher eine der Ursachen, welche die craniale Ausdehnung des Urdarmes bewirkt.“ „Die ventrale Wand des Säckchens wird von Dotterzellen gebildet, die cranialwärts und seitlich ohne scharfe Grenze in die von der dorsalen Lippe aus einwuchernde dorsale Urdarmwand übergehen. In gleichem Schritte mit dem cranialen Vorwärtswachsen der Urdarmwand geht die Ausdehnung der Höhlung des Urdarmsäckchens vor sich“ (p. 315).

Ich werde auf die letzten, an urodelen und anuren Amphibienformen leicht zu bestätigenden Befunde bei Besprechung der Längenentwickelung des Keimes zurückkommen. Da in dem mir zur Untersuchung überwiesenen Material die jüngeren Stadien (bis 20) nicht vertreten waren, so kann ich über die ersten Phasen der Gastrulation bei *Ceratodus* keine eigenen Befunde vorbringen und will daher zur Erörterung der von SEMON aufgeworfenen Frage, „ob die Bildung der Urdarmhöhle durch eine Delamination oder eine wirkliche Invagination erfolgt“, auf die am *Amphioxus*- und Amphibienei erhobenen Befunde verweisen.

Das *Amphioxus*-Ei hat vor kurzem CERFONTAINE (1905) zum Gegenstande einer eingehenden Untersuchung gemacht. Seinen Ausführungen sind eine grosse Anzahl trefflicher Abbildungen beigegeben, von denen eine kleine Auslese auf Taf. LXXXI/LXXXII copirt ist. Fig. 8 (nach Taf. 19, Fig. 13) stellt das einleitende Phänomen der Gastrulation dar: die etwas grösseren Zellen des vegetativen Poles vermehren sich rascher, erscheinen daher dichter zusammengedrängt, werden höher und gewinnen, indem die Dotterkörnchen an ihre basale Seite rücken, eine radiäre Anordnung. In Folge der Raumbeengung sind die Axen der Kerntheilungsfiguren nicht parallel, sondern schief zur äusseren Oberfläche eingestellt (Fig. 8 nach Taf. 13, Fig. 14). Die weitere Oberflächenvergrösserung des entodermalen Feldes der Blastula findet nun offenbar in der zunehmenden Spannung der

äquatorialen Zone einen gewissen Widerstand. Dies führt zu einer Einsenkung, die an einer dorsalexcentrisch gelegenen Stelle des vegetativen Poles einsetzt (Fig. 8 und 9 nach Taf. 19, Fig. 15), woselbst schon im Blastulastadium Abkömmlinge des dorsalen Blastomerenpaares besonders rege proliferiren (vergl. Taf. 19, Fig. 3). Allmählich greift die Invagination auf das gesammte Gebiet des vegetativen Poles über und führt unter Verdrängung der Furchungshöhle zur Bildung eines weit geöffneten Urmundes (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 10, 11, nach Taf. 19, Fig. 16; Taf. 20, Fig. 4). Damit ist die der Coeloblastula folgende Urform der Metazoen erreicht, die Gastraea. — Diese beiden Phasen der Gastrulation, die Abplattung und Einsenkung des Entodermfeldes der Blastula, soll die nachstehende Abbildung in schematischer Darstellung veranschaulichen (Textfig. 1). Die innere, ausgezogene Linie stellt den äusseren Contour der Blastula dar, die gestrichelte Linie ein folgendes Entwickelungsstadium, in welchem die relativ grössere Zellvermehrung am Entodermfelde des vegetativen Poles eine raschere Oberflächenvergrösserung (in der Richtung der ungefiederten Pfeile) zur Folge hat, als im übrigen Bereiche der Blastula. Bei der weiteren Oberflächenvergrösserung (punktirte Linie) finden die Zellen in der Ebene der Abplattung in Folge des passiven Widerstandes der Randzone nicht genügend Platz zur Ausbreitung und drängen sich ins Innere der Coeloblastula ein (punktirte Pfeile), entweder central oder an einer dorsalexcentrisch gelegenen Stelle (eng punktirt). Die äusserste punktirt-gestrichelte Linie stellt eine folgende Phase der Invagination und Oberflächenvergrösserung dar.

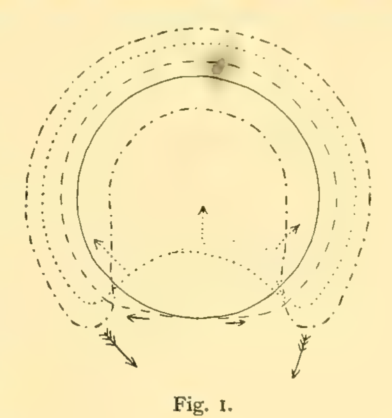

Fig. 1.


Fig. 2.

Im Laufe der weiteren Entwickelung findet nun an beiden Blättern der Gastrula, insbesondere aber an der Randzone des weit geöffneten Urmundes eine lebhafte Zellproliferation statt, womit sich die Längenentwickelung der Gastrula einleitet (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 11, 12, nach Taf. 20, Fig. 4, 5). Im gesammten Umkreise des letzteren ist die Zellvermehrung in regem Gange, und zwar sowohl am inneren wie am äusseren Blatte der Gastrula. Durch diese Oberflächenvergrösserung erfährt die Urdarmhöhle auch in der Längsaxe der Blastula bezw. Gastrula eine erhebliche Volumszunahme. Zugleich macht sich aber schon frühzeitig zwischen dem dorsalen und ventralen Rande der Gastrula insofern ein Unterschied bemerkbar, als der erstere mehr geradlinig sich verlängert, während der letztere sich in leichtem Bogen (Textfig. 1) dorsalwärts emporkrümmt (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 10—12, letztere nach Taf. 20, Fig. 8). Dadurch wird der Urmund zu einer dorsalexcentrisch gelegenen, quergestellten Oeffnung verengt (vergl. Textfig. 2, welche nach Cerfontaine's Abbildung 9 die Umrisse des Urmundrandes in drei aufeinanderfolgenden Stadien angiebt, sowie die Richtung der gefiederten Pfeile in Fig. 1).

Die Gastrula gewinnt dadurch die bekannte birnförmige Gestalt. In dieser Entwickelungsphase entsteht am Grunde der Gastrula, ein wenig dorsal vom animalen Pole, also ebenfalls dorsalexcentrisch, eine Ausladung ihrer zweischichtigen Wandung, die nun ihr vorderes Ende bildet (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 11—14, nach Taf. 20, Fig. 5, 8, 11). Das eine Polkörperchen, welches wenigstens annähernd die ursprüngliche Lage des animalen Poles kennzeichnet, liegt dann stets ein wenig ventral vom vorderen Ende der Gastrula. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass diese Ausladung der Gastrula der bereits von Hatschek (1868) beobachteten stärkeren Krümmung des Gastrulagrundes entspricht. Ungefähr um das Maass der Entfernung des Gastrulagrundes vom Polkörperchen weicht dann die Richtung der Längsaxe bezw. der Längenentwickelung des

Thieres von der ursprünglichen Gastrula- bezw. Blastulaaxe ab. Diese beiden Axen sind in Fig. 12, Taf. LXXXI/LXXXII gestrichelt bezw. punktirt eingetragen. — Das weitere Längenwachsthum erfolgt nun vollkommen ungehindert in gerader Linie, vorwiegend durch die Proliferation des Urmundrandes, dessen dorsale Lippe ein Wachsthumscentrum zur Bildung der axialen Organe des Embryos darstellt. Dieser Process schreitet so lange fort, bis die Rumpflänge relativ erreicht ist, dann überwiegt auf ganz kurze Strecke das Wachsthum der dorsalen Lippe zur Bildung des Schwanzes.

Ich habe im Vorstehenden versucht, unter Verweis auf einige Copien der CERFONTAINE'schen Abbildungen in aller Kürze ein Bild der ersten Entwickelungsvorgänge an der *Amphioxus*-Gastrula — soweit diese für den Vergleich mit den Amphibien und dem *Ceratodus* von Interesse sind — zu entwerfen, und bin dabei in mehrfacher Hinsicht von den Ausführungen CERFONTAINE's abgewichen. Es schien mir nämlich, als ob CERFONTAINE bei der Schilderung seiner Befunde die Stellung des Polkörperchens in etwas einseitiger Weise berücksichtigt hätte. Das Polkörperchen findet sich, wie CERFONTAINE p. 320 selbst angiebt (in Uebereinstimmung mit SAMASSA, 1898), am animalen Pole oder in der unmittelbaren Nähe desselben. Vergleichen wir nun an seinen Tafeln die einzelnen von verschiedenen Keimen stammenden optischen Durchschnitte unter einander und mit den ihnen entsprechenden medianen Durchschnitten, so zeigt sich, dass hinsichtlich der Lagerung dieser Gebilde eine ziemlich erhebliche Variationsbreite herrscht, die uns bei der Verwerthung dieser Marken zur Vorsicht mahnt. So weist z. B. CERFONTAINE darauf hin, dass in den ersten Phasen der Gastrulation (Taf. 19, Fig. 6—8) das Polkörperchen dem (antero-)dorsalen Rande des Blastoporus viel näher liege, als dem (postero-) ventralen, während sich an den correspondirenden Schnitten als Verhältnisse die Werthe 51 : 53 (Fig. 14), 44 : 53 (Fig. 15), 54 : 53 (Fig. 16) ergeben, also im zweiten Falle eine nicht unerhebliche Variation, im dritten fast das Gegentheil vom Befunde an den optischen Durchschnitten! — Dieser scheinbaren Verkürzung der dorsalen Wand der Gastrula misst nun CERFONTAINE eine grosse Bedeutung bei, es soll daselbst das Ektoderm unter Erscheinungen einer Inflexion — etwa nach der Art, wie man einen Gummiball eindrückt — um den Rand des Blastoporus ins Innere eingestülpt werden. Um so beträchtlicher erscheint nun CERFONTAINE die spätere Längenausdehnung der dorsalen Urdarmwand — vorübergehend soll die ventrale Lippe relativ stationär bleiben — während an den Medianschnitten die directen Entfernungen der dorsalen und ventralen Lippe annähernd in demselben Verhältnisse zunehmen und in Fig. 4, Taf. 20, 56 : 56 betragen. — Sobald dann jene, von CERFONTAINE gar nicht als solche erwähnte vordere Ausladung der Urdarmwand auftritt, erscheint die über die Oberfläche gemessene Entfernung erheblich grösser. — Die bereits von SAMASSA (1898) u. A. constatirte Erhebung der ventralen Lippe und die hierdurch bedingte, dorsalexcentrische Verengerung des Urmundes erwähnt auch CERFONTAINE, misst ihr jedoch eine geringe Bedeutung zu. — Nach CERFONTAINE's Darstellung würde die Gastrulation beim *Amphioxus* nur am Beginne, beim Auftreten jener dorsalexcentrisch gelegenen und sich rasch erweiternden Delle unter den Erscheinungen einer Invagination sich vollziehen. Schon frühzeitig sollen sich am Rande der Lippe ektodermale Zellen ins Innere umschlagen und zwar zuerst an der dorsalen Lippe und von da gegen die Ventralseite fortschreitend. Der Effect dieser „Epibolie" wäre der, dass nur der Grund und der Boden der Urdarmhöhle von wirklichem Entoderm gebildet würde, die gesammte Decke aber als dorsaler Abschnitt einer ringförmigen, ventralwärts sich verschmälernden, den Eingang in die Urdarmhöhle begrenzenden Inflexionszone ektodermalen Ursprunges anzusehen wäre, und mithin auch die in diesem Gebiete entstehende Chorda und Mesodermanlage. — Bei dieser Auffassung (die übrigens auch LWOFF theilt) geht CERFONTAINE von der Annahme aus, dass die etwas dotterreicheren und grösseren Zellen des vegetativen Poles weniger activ seien und sich daher nicht so rasch vermehren könnten, wie die etwas kleineren Elemente am Aequator der Blastula. — An den Abbildungen von Medianschnitten durch junge Gastrulae finden sich im invaginirten Zellgebiete, im centralen Bereiche des vegetativen Poles keineswegs weniger Mitosen vor, als in der äusseren Zellschichte der

Gastrula. Zudem sind die Axen dieser Kerntheilungsfiguren so eingestellt, dass die Oberflächenvergrösserung und Einsenkung der Makromeren ganz deutlich in die Erscheinung treten. An den Urmundabschnitten der von CERFONTAINE abgebildeten Schnitte fällt uns nicht auf, dass die Karyokinesen am äusseren Faltenblatte und an der Umschlagstelle zahlreicher seien als im inneren Blatte. Vielmehr weisen die dargestellten Befunde darauf hin, dass beide Blätter zugleich in einem regen Flächenwachsthum begriffen sind, was eben zu einer, am ganzen Rande ziemlich gleichmässig fortschreitenden Verlängerung der Gastrula führt. Von einer Inflexion des Ektoderms kann somit beim *Amphioxus* wohl nicht die Rede sein. Es ist anzunehmen, dass die Zellterritorien, welche die Chorda und zu deren Seiten die axialen Mesodermrinnen bilden, das dorsomediane Chordablastem und zu beiden Seiten desselben die axialen Ursprungszonen des Mesoderms, schon bei Beginn der Gastrulation durch ihre Lagerung zu diesen Leistungen bestimmt werden. Sie invaginiren sich in räumlichem Zusammenhang mit dem Entodermfeld und bilden mit diesem die Urdarmwand, von welcher sie sich erst später ablösen. Gerade im Bereiche der ersten Chorda- und Mesodermanlage beginnt die Invagination, und darin kommt die Prävalenz der dorsalen Urmundlippe zum Ausdruck. Das innere Blatt der letzteren wird von diesen Organanlagen, ihr äußeres vom Ektoderm, bezw. von dem das Neuralrohr bildenden Bezirke des letzteren gebildet. Diese beiden Blätter der dorsalen Urmundlippe repräsentiren den Keim für sämmtliche Axengebilde des Embryos. Sie bestehen aus selbständigen, wahrscheinlich schon im Blastulastadium zu den verschiedenen Leistungen determinirten Zellcomplexen, die schon gleich beim Beginn der Gastrulation ihr definitives Lageverhältniss zu einander einnehmen. Wir wollen dieses Zellterritorium als den axialen Keimbezirk bezeichnen.

Eine weitere Differenz zwischen CERFONTAINE's Abbildungen und Darlegungen besteht hinsichtlich der Einstellung und Verengung des Blastoporus bezw. der Längenentwickelung des Embryos. Nach CERFONTAINE's Angaben sollte der weite Blastoporus in keinem Stadium direct nach hinten, sondern dorsocaudalwärts gerichtet sein. Diese Auffassung ist die logische Consequenz seiner Annahme hinsichtlich der geringen Entfernung der dorsalen Urmundlippe vom Polkörperchen. Deshalb bezeichnet CERFONTAINE die dorsale Urmundlippe als „lèvre antérodorsale“, die ventrale als „lèvre postéroventrale“. Die Verengung des weiten Urmundes soll durch eine Concrescenz der seitlichen Lippen am bord antérodorsal erfolgen „malgré que le fait de la soudure de deux lèvres latérales ne puisse être observé directement“ (p. 343). Im Gegentheile, CERFONTAINE's Abbildungen lassen eine Concrescenz mit aller Sicherheit ausschliessen. Ich verweise nur auf die trefflichen Totalansichten der Taf. 18, an denen im Bereiche der dorsalen Urmundlippe aber auch nicht die Spur einer Gastrularaphe wahrzunehmen ist. Diese Abbildungen bestätigen also die von KOWALEWSKY (1868), KLAATSCH (1897) und SAMASSA (1898) vertretene Anschauung (allmähliches Vorwachsen des gesammten Urmundrandes), die mit der Concrescenztheorie unvereinbarlich ist. Dagegen tritt an diesen Abbildungen die Erhebung der seitlichen und ventralen Urmundabschnitte, welche ohne Nahtbildung zu einer dorsalexcentrischen Verengung des Urmundes führt, sehr deutlich in Erscheinung. Es wurde ferner bereits oben darauf hingewiesen, dass an den Medianschnittbildern der Tafeln 19 und 20 bis zum Auftreten jener Ausladung der vorderen Urdarmwand die mittlere Entfernung zwischen dem Polkörperchen und der dorsalen bezw. ventralen Urmundlippe bei der Verlängerung des Keimes annähernd in gleichem Maasse zunimmt. Der weite Urmundrand ist, wie dies auch die vorerwähnten Autoren darstellen, annähernd parallel dem Aequator der Blastula eingestellt; erst später tritt die ventrale Lippe ein wenig vor. Dieses Verhalten dürfte zum Theil wohl darauf zurückzuführen sein, dass die ventrale Lippe ein einfacher Umschlagsrand ist und ausser den beiden primären Keimblättern keine Organanlagen producirt, daher rascher vorwachsen kann als die dorsale Lippe, die den Keim für sämmtliche Axengebilde des Embryos darstellt. Jene von HATSCHEK (1868) und CERFONTAINE postulirte Winkelstellung zwischen der Hauptaxe der Blastula und der Längsaxe des Embryos kommt erst secundär durch jene Aus-

ladung der vorderen Wand der Blastula zu Stande, die möglicherweise als eine Erscheinung der Längenentwickelung des Keimes zu betrachten ist. Diese Winkelstellung der beiden Axen bereits in das frühe Gastrulastadium einzuzeichnen und daraus im Sinne HATSCHEK's zu deduciren, dass die Rückenfläche des Embryos im Gastrulastadium zum grössten Theile vom Urmunde eingenommen werde, ist ein ganz willkürliches Beginnen.

RUFFINI's Photogramme nach Medianschnitten durch Gastrulastadien von *Triton cristatus* weisen ganz ähnliche Verhältnisse auf, wie meine Sagittalschnitte durch Gastrulae von *Triton alpestris*. Sie bilden eine werthvolle Ergänzung und Bestätigung der leicht schematisirten Schnittbilder, die HERTWIG seinen classischen Untersuchungen über die Bildung des mittleren Keimblattes der Amphibien (1883) beigegeben hat. Die Gastrulation setzt auch bei *Triton* an einer circumscripten, meist etwas unterhalb der Randzone GOETTE's, näher dem vegetativen Pole als der Aequatorialzone, dorsalexcentrisch gelegenen Stelle des Eies ein. An dieser Stelle vermehren sich die äusseren Zellen der Blastula, denen von innen her die von ihnen abgefurchten Dotterzellen angelagert sind, reger als in den nachbarlichen Bezirken. Unter ähnlichen Erscheinungen wie beim *Amphioxus* werden die Zellen höher, nehmen eine langgestreckte, keulenförmige Gestalt an und drängen sich ins Innere des Keimes ein, wobei sie die ihnen angelagerten Abschnitte der Dotterzellenmasse zurückschieben. Es handelt sich hierbei, wie ich namentlich gegen GURWITSCH (1896) hervorheben möchte, nicht um ein Hineingezogenwerden der oberflächlichen Zellschichte, sondern um ein actives Eindringen derselben. Ihre erheblich verschmälerten distalen Enden bilden, dicht an einander gedrängt, den Grund der noch seichten Einsenkung des Urdarmes (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 19, 20), die in derselben Weise nach den beiden Seiten hin zu einer hufeisenförmigen Rinne verlängert wird. Die gegenüberliegenden ventralen und ventrolateralen Randabschnitte des kreisförmig begrenzten Urdarmfeldes werden, ebenso wie die centralen Abschnitte des letzteren, durch die von ihnen abgefurchte Dotterzellenmasse daran gehindert, sich ins Innere des Eies einzusenken. Ihre beiden Faltenblätter, das äussere ektodermale und das innere entodermale (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 19, 20 schwarze, bezw. gelbe Kerne), bleiben im Gegensatze zum *Amphioxus* durch die Dotterzellenmasse geöffnet und treten erst in späteren Entwickelungsstadien wulstförmig vor. Vor allem aber werden die centralen, dem vegetativen Pole der Blastula angehörigen Makromeren durch die zum grössten Theile von ihnen abgefurchte Dotterzellenmasse daran gehindert, sich so wie beim *Amphioxus* (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 20, 21 mit 8, 9) ins Innere einzusenken und der Ektodermschichte der Gastrula zu nähern. Sie befinden sich zwar auch in reger Proliferation und schieben sich an der Oberfläche der Dotterzellenmasse, die ihnen bei dieser Bewegung vielleicht in ihren oberflächlichen Schichten mitfolgt, am Boden der niedrigen Urdarmhöhle ins Innere vor. Diese Zellbewegung veranschaulichen die trefflichen am lebenden Ei des Axolotls und des braunen Grasfrosches aufgenommenen Photogramme von KOPSCH (1895). — Gleichzeitig hat sich die dorsalexcentrische Einsenkung — so wie beim *Amphioxus* — erheblich vertieft (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 10 und 22) und gegen den Aequator hin parallel der äusseren Oberfläche ausgedehnt.

Die Uebereinstimmung der von SEMON abgebildeten Medianschnitte durch junge Gastrulastadien von *Ceratodus* mit den bei Amphibien — speciell den urodelen Formen — erhobenen Befunden ist eine so auffällige, dass uns die Entscheidung der von SEMON aufgeworfenen Frage, ob die Bildung der Urdarmhöhle durch eine wirkliche Invagination, oder durch einen Spaltungsprocess in der Dotterzellenmasse erfolgt, nicht schwer fallen wird. Es handelt sich dabei sicherlich um einen typischen Invaginationsvorgang, speciell die Gestaltung der dorsalen Urmundlippe bezw. der Decke der Urdarmwand erfolgt in einer Weise, die ganz an die Verhältnisse beim *Amphioxus* erinnert. Ein Spaltungsprocess in der Dotterzellenmasse kann wohl bei gewissen Anurenformen vorgetäuscht werden, deren Urdarmhöhle vorübergehend scheinbar bis zum Verschwinden eingeengt ist, bei *Ceratodus* jedoch liegen die Verhältnisse viel klarer. Jedenfalls sind keinerlei Vergleichsmomente für die bei niederen Wirbellosen (Cnidarien, besonders Hydroiden) bestehenden Verhältnisse gegeben, bei denen das Entoderm

durch eine sogenannte polare Einwucherung vom vegetativen Pole aus entsteht und erst durch eine nachträglich eintretende Dehiscenz ausgehöhlt wird. Die Planulaformen dieser Wirbellosen entwickeln sich nach CLAUS aus einer einschichtigen Coeloblastula, deren vegetativer Pol von einer Lage hoher prismatischer Zellen gebildet wird. Von diesem Pole aus senken sich erst einzelne, dann mehrere Zellen ins Innere, schieben sich an der Innenseite der Zellenblase empor (vergl. KORSCHELT-HEIDER, Fig. 14) und verdrängen die Furchungshöhle. Dabei handelt es sich im Wesentlichen ja auch um einen Invaginationsprocess, mit der Eigenart, dass die Zellen des vegetativen Poles vorübergehend ihre epitheliale Anordnung aufgeben und sich nicht als napfförmig ausgehöhlter, sondern als solider Zellencomplex ins Innere eindrängen. Bei einem Gastropoden (der *Patella*) findet nach PATTEN (1886) Aehnliches statt (vergl. KORSCHELT-HEIDER, Fig. 589—590). In ähnlicher Weise erscheint auch die Bildung der axialen Mesodermflügel bei den Cranioten modificirt. Dem geschilderten Vorgange entspricht beim *Ceratodus* und den Amphibien die Invagination des entodermalen Feldes der Blastula. Die Entstehung der Dotterzellenmasse hingegen hat mit ihm nichts gemein.

Die Dotterzellenmasse ist ein von sämmtlichen Zellen der Blastula nach Maassgabe ihrer Grösse und ihres Dottergehaltes, sowohl von den Elementen des späteren Ektodermfeldes, Chordablastems und des Mesodermkeimes, als auch des Entodermfeldes — hauptsächlich allerdings vom letzteren — nach innen abgefurchtes zelliges Nahrungsmaterial, welches, wie noch ausführlicher gezeigt werden soll, sich am Aufbau der Keimblätter nicht betheiligt. Es ist ein abortives, nach innen abgefurchtes Material, das sich allmählich von seinem Mutterboden der äusseren Zelllage der Blastula abspaltet. Dieses auch für *Triton* leicht zu bestätigende Verhalten hat SEMON für *Ceratodus* ausführlich geschildert: „Im Fortschreiten der Entwickelung, im Stadium 11, das aber immer noch ein Blastulastadium ist, greift nun die Furchungshöhle über den Aequator hinab, spaltförmig nach unten, sie spaltet dadurch eine äussere Zellenschichte, die wir dann entsprechend als Ektoderm bezeichnen können, von der eigentlichen Dotterzellenmasse ab. Oder man kann auch sagen, in dem Maasse als sich die äusserste Zellenlage an der Oberfläche des Blastoderms der unteren Eihälfte in situ zu einem Epithel ordnet, grenzt sich diese dann als Ektoderm zu bezeichnende Schichte durch einen Spaltungsprocess von der darunter liegenden Zellenmasse, die dann als Entoderm zu bezeichnen ist, ab, und dieser Spalt ist nichts anderes als die Fortsetzung der Furchungshöhle. Wenn dann auf Stadium 12 die Gastrulation beginnt, hat sich bis auf einen relativ kleinen Abschnitt ventralwärts von der dorsalen Urmundlippe die Sonderung des Ektoderms von dem Entoderm schon vollzogen" (p. 316). SEMON bemerkt also vollkommen richtig, dass sich dieser Vorgang noch im Blastulastadium, also vor Beginn der Gastrulation abspielt. Er greift nicht auf das Gebiet des vegetativen Poles der Gastrula über, so dass die Dotterzellenmasse nicht vollkommen von der äusseren Zellschichte des Blastoderms gesondert erscheint, die der einschichtigen Wand der Coeloblastula des *Amphioxus* entspricht. Diese Erscheinung ist darauf zurückzuführen, dass, wie noch zu zeigen sein wird, das Entodermfeld der Blastula, die Makromeren des vegetativen Poles, von denen sich die Hauptmasse der Dotterzellen abfurcht, das Schicksal der letzteren theilen und abortiv werden, sie bleiben daher mit ihnen in innigerem Zusammenhange, als die übrigen Zellen des Blastoderms. Die Art und Weise, wie die Dotterzellenmasse entsteht, erinnert zwar einigermaassen an die ganz atypisch erfolgende Bildung des Entoderms der Geryoniden, welches in einer eigenartigen und von dem Verhalten bei den übrigen Wirbellosen abweichenden Weise durch Delamination gebildet wird (vergl. KORSCHELT-HEIDER, p. 29). Auch die Art und Weise, wie sich im Inneren der Invaginationsgastrula einer Holothurie jene amöboiden Zellen ansammeln — ein Verhalten, welches HERTWIG in seiner Mesenchymtheorie berücksichtigt — lässt sich zum Vergleiche heranziehen. Dieser Vorgang vollzieht sich ebenso wie die Ablösung der Dotterzellenmasse — die man geradezu als ein dotterbeladenes Mesenchym bezeichnen könnte — unabhängig vom Gastrulationsprocess. Er hat mit der Bildung des inneren Keimblattes nichts zu thun. Das Zellterritorium des inneren Keimblattes ist beim Beginne der Gastrulation an der äusseren Zellschichte der Blastula ebenso

determinirt, wie das Ektodermfeld, das Chordablastem, das Ursprungsfeld des axialen und des peristomalen Mesoderms. Die Urdarmhöhle entsteht so wie beim *Amphioxus* durch die Invagination eines bestimmten Territoriums der oberflächlichen Zellschichte der Blastula und wird ausschliesslich von diesem begrenzt.

Nur diese oberflächliche Zellschichte entspricht dem Entoderm der *Amphioxus*-Gastrula (vergleiche Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 9 u. 21, 10 u. 22, gelbe Kerne). Die Dotterzellen kann man vor allem deshalb nicht als Entoderm bezeichnen, weil sie eben von sämmtlichen Territorien des Blastoderms, der äusseren Zellschichte der Blastula nach innen abgefurcht werden, mithin auch Abkömmlinge von mesodermalen und ektodermalen Elementen der Blastula enthalten (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 18, 19). Die Abfurchung einer Dotterzellenmasse ins Innere der Coeloblastula ist als eine — wenigstens theilweise — Befreiung der Elemente des Blastoderms von dem ihnen beigegebenen Ballast des Nahrungsdotters aufzufassen, als eine Erscheinung, die sich erst mit der Zunahme des Nahrungsdotters einstellt und durch sie hervorgerufen wurde. An der dotterarmen Coeloblastula des *Amphioxus* sind die Bedingungen zu ihrer Entstehung noch nicht gegeben, dieselbe bleibt daher einschichtig. Die Dotterzellenmasse hat daher keineswegs den morphologischen Werth eines inneren Keimblattes, sondern ist als ein zelliges, sich selbst verarbeitendes Nahrungsdepot zu betrachten, an welches das gesammte Blastoderm, vor allem aber das Entoderm Material abgiebt. Die Bildung der Dotterzellenmasse und die Gastrulation sind zwei vollkommen selbständige Processe, die neben einander ablaufen. Physiologisch kann die Dotterzellenmasse die Rolle des Entoderms als Dotter verarbeitendes Organ übernehmen, und von diesem Gesichtspunkte aus finden die atypischen Verhältnisse bei den Geryoniden eine Erklärung. Das Darmepithel der Wirbelthiere hingegen wird, wie für *Ceratodus* genauer gezeigt werden soll, ausschliesslich von dem invaginirten Entodermfeld der oberflächlichen Zellschichte der Blastula, des sogenannten Blastoderms, gebildet, welch' letzteres der einschichtigen Wand der Coeloblastula des *Amphioxus* entspricht.

Die Vergrösserung der Urdarmhöhle kommt einerseits durch die Vertiefung der Urmundeinsenkung, andererseits durch das Flächenwachsthum bezw. die Längenentwickelung der Gastrulawand, speciell der dorsalen Urmundlippe zu Stande. Letztere weist bei *Ceratodus* am Medianschnitt (vergl. SEMON, Taf. 32, Fig. 16) eine ganz ähnliche Anordnung auf wie beim *Amphioxus*. Die beiden einschichtigen Faltenblätter, das innere Chordablastem und das ektodermale äussere Blatt, das Neuralfeld der Blastula, sind einander unmittelbar angelagert. Bei *Triton* hingegen sind, wie auch RUFFINI's Photogramme deutlich erkennen lassen, anfänglich zwischen den beiden Blättern Dotterzellen eingeschoben (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 20), die von ihnen abgefurcht wurden und bei der weiteren Längenausdehnung der Decke der Urdarmhöhle immer weiter von der Urmundlippe zurückweichen (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 21, 22). Dann ist jener Zustand erreicht, der bei *Ceratodus* von vornherein besteht. Wie auch RUFFINI ausdrücklich hervorhebt, sind am Wachsthum der dorsalen Urmundlippe alle dieselben zusammensetzenden Zellcomplexe betheiligt. Hierbei kommt also vor allem an der inneren Wand das dorsomediane Chordablastem, zu dessen beiden Seiten die axialen Mesodermursprungszonen und das Entoderm s. st., am äusseren Blatte das Neuralfeld und das übrige Ektoderm in Betracht. Diese Felder sind in ihrer — vermuthlichen — ursprünglichen gegenseitigen Lagerung im Schema Taf. LXXXIV, Fig. 1 eingetragen, welches eine Blastula vom vegetativen Pole aus betrachtet darstellt (siehe Tafelerklärung) und repräsentiren in ihrer Gesammtheit den axialen Keimbezirk der Blastula.

Die Längenentwickelung der Amphibien- und *Ceratodus*-Gastrula setzt gleich nach dem Beginn der Invagination ein und erfolgt zunächst, wie beim *Amphioxus*, durch das intussusceptionelle Flächenwachsthum der Gastrulawand, insbesondere des Urmundrandes. Diese Zellbewegung vollzieht sich in derselben Weise, wie bei der letzteren Form, sie wird nur durch die Dotter(zellen)masse in andere Bahnen gelenkt. Beim *Amphioxus* kann sich der Urmundrand vollkommen frei und ungehindert in caudaler Richtung entfalten. Die dorsale Lippe wächst geradlinig vor. Bei den Amphibien hingegen werden die frei vortretenden dorsalen

und dorsolateralen Randabschnitte durch die mit der Dotterzellenmasse innig zusammenhängenden ventralen und ventrolateralen Randabschnitte zurückgehalten. Letztere bestehen nur virtuell, da sie durch die zum Theil von ihnen abgefurchte Dotterzellenmasse geöffnet gehalten werden. Die dorsale Urmundlippe wird dadurch gezwungen, sich an der Oberfläche des Keimes in dessen medianem Meridiane vorzuschieben und das frei liegende Entodermfeld der Dotterzellenmasse zu überwachsen, welch' letzteres sich beim *Amphioxus* ungehindert invaginiren kann. Auf diese Weise wird die dorsale Wand der Urdarmhöhle gegen den vegetativen Pol hin verlängert (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 9—12 mit Fig. 21—23). Ihre Längenausdehnung erfolgt parallel der Oberfläche des Eies, nicht, wie beim *Amphioxus*, parallel der Eiaxe. An der Einengung des Urmundes nehmen auch dessen übrigen Abschnitte theil, die erst später wulstförmig vortreten. Dieser Vorgang lässt sich bei Formen, deren Entoderm-(Dotter-)feld durch hellere Färbung ausgezeichnet ist (Anuren), mit freiem Auge verfolgen und führt schliesslich zum vollständigen Verschwinden des immer kleiner werdenden sog. Dotterpfropfes. Bei dieser Verengerung des Blastoporus macht sich eine Erscheinung bemerkbar, die bei den Wirbelthieren sehr verbreitet ist. Während beim *Amphioxus* der Urmund zu einer quergestellten, dorsalexcentrisch gelegenen Oeffnung verengt wird und eine sagittale Einstellung des Spaltes zu den grössten Seltenheiten gehört (SAMASSA 1898), ist letzteres Verhalten bei den Wirbelthieren die Regel. Die seitlichen Urmundränder wachsen rascher vor als die ventralen, und so wird der Urmund zu einer median gestellten Spalte verengt.

In Folge des behindernden Einflusses der Dotterzellenmasse wachsen also die einzelnen Urmundschnitte bei *Ceratodus* und den Amphibien nicht wie beim *Amphioxus* mit einander, sondern sich gegenseitig in der freien Entfaltung hemmend, gegen einander vor. Daraus ergeben sich die von KOPSCH[1]) am lebenden Keim des Axolotls und des braunen Grasfrosches auf photographischem Wege festgestellten Zellbewegungen, die im Ektodermfelde radiär gegen den Urmundrand gerichtet sind. (Ueber die Zellbewegung im Entodermfeld, also innerhalb des Urmundrandes, siehe p. 666.) Diese Zellbewegungen entsprechen durchaus jenen Vorgängen am *Amphioxus*-Keim, die dessen Längenentwickelung einleiten. Sie haben demnach mit dem eigentlichen Gastrulationsprocesse nichts zu thun, denn dieser ist bei *Amphioxus* als beendigt anzusehen, wenn sich das innere Zellblatt der Gastrula, die Urdarmwand, dem äusseren ektodermalen Blatte angelagert und die Furchungshöhle verdrängt hat. An diesen Vorgang schliesst sich unmittelbar das zum Theil intussusceptionelle Längen- bezw. Flächenwachsthum der Gastrula an, das zunächst zu einer Verengerung des Urmundes führt. Die ventralen und seitlichen Abschnitte des Urmundrandes werden hierbei zum Theil gewissermaassen aufgebraucht. Dass bei den dotterreicheren Amphibien die Urdarmhöhle nicht so geräumig ist, wie beim *Amphioxus*, das Entodermfeld, durch die zum grössten Theile von ihm abgefurchte Dotterzellenmasse zurückgestaut, theilweise an der Oberfläche freiliegt, dass ferner die geöffneten Faltenblätter der ventralen Randabschnitte des Urmundes bei ihrem Bestreben, sich dem vegetativen Pole bezw. der dorsalen Urmundlippe zu nähern, das Entodermfeld vor sich herdrängen müssen, das letztere also zusammengeschoben wird, anstatt sich, wie beim *Amphioxus*, in gleichem Maasse wie das Ektodermfeld auszudehnen — sind Verhältnisse, die durch die Dotteransammlung bedingt werden und das beim *Amphioxus* so einfache Bild einigermaassen compliciren.

Die Photogramme von KOPSCH[1]) beweisen demnach, dass — abgesehen von den Vorgängen am Entodermfelde — an der Oberfläche der Eikugel Zellbewegungen stattfinden, die in radiär auf den Urmundrand gestellten Meridianen erfolgen. Die Zellbewegungen im Entodermfelde erfolgen scheinbar in der Fortsetzung der Verlaufsrichtungen in den seitlichen und ventralen (ektodermalen) Bezirken der Eikugel, sie erscheinen beim Vergleiche mit den Verhältnissen beim *Amphioxus*, dessen Entodermfeld sich vollkommen ungehindert dem Ektoderm anlagern kann, durch die Dotterzellenmasse dorsalwärts ins Innere des Eies abgelenkt. Diese Zellbewegungen

1) Herr KOPSCH hatte gelegentlich des Berliner Anatomencongresses die Freundlichkeit, mir auch die Originalaufnahmen zu demonstriren.

im Entodermfelde gehören der eigentlichen Gastrulations- (Invaginations-)Phase an, während die schon frühzeitig einsetzenden Zellbewegungen am Ektodermfelde den Beginn der Längenentwickelung des Keimes anzeigen, welche sich seitlich und ventral durch intussusceptionelles, am Urmundrande wohl auch durch appositionelles Wachsthum vollzieht. — Dagegen sind diese Photogramme kein einwandfreier Beweis dafür, dass an den Randpartien des Urmundes, wie KOPSCH meint, ein Umschlag von Zellen ins innere Keimblatt stattfindet (p. 183 ff.). Die Photogramme stellen lediglich die Zellbewegungen an der äusseren, undurchsichtigen Schichte des zweiblättrigen Keimes dar und gestatten über die Vorgänge, die sich in der tieferen Schichte abspielen, kein abschliessendes Urtheil. Es ist aus verschiedenen Gründen anzunehmen, dass sich an der sich der photographischen Darstellung entziehenden inneren Schichte ähnliche Vorgänge abspielen, wie an der äusseren. Wenn sich am Urmundrande gelegene Zellen theilen — in ähnlicher Weise, wie beim *Amphioxus*, vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 10/11 — und die eine Tochterzelle etwas gegen die Dorsalseite, die andere ein wenig nach innen zu rückt und diese Bewegung sich bei der photographischen Daueraufnahme am Urmundrande als verschwommener Streifen markirt, so ist dieser Befund noch kein Beweis für die principiell sehr bedeutungsvolle Annahme, dass bis zum Schluss des Gastrulationsprocesses andauernd Zellen der äusseren (ektodermalen) Schichte der Gastrula in das innere Keimblatt rücken und sich dort dem Chordablasten und der axialen Mesodermursprungszone angliedern. Der Umstand, dass in den beiden Faltenblättern der Urmundlippe annähernd gleichviel Kerntheilungsfiguren anzutreffen sind, weist vielmehr darauf hin, dass beide Blätter in regem Flächen- bezw. Längenwachsthum begriffen sind und nicht das innere Blatt Zellmaterial vom äusseren erhält. Allem Anschein nach bildet die Randzone des Urmundes eine Hauptproliferationsstätte und spielt daher bei der Längenentwickelung des Keimes eine hervorragende Rolle. In dieser Hinsicht sind die entsprechenden Abschnitte des Crustaceenkeimes, das hintere Ende der sogenannten segmentbildenden Zone von Interesse (vergl. KORSCHELT und HEIDER, Fig. 247). Der von KOPSCH geschilderte Vorgang dürfte also nur zu Beginn der Invagination, solange sich die Urdarmwand der Neuralplatte noch nicht angelagert hat, mit gewissen Modificationen bestehen. Ist dies aber einmal geschehen, dann sind bereits beide Blätter zu ihren Leistungen qualificirt.

Ueber die Betheiligung der einzelnen Territorien des Ektodermmantels der Blastula bezw. Gastrula an deren Längen- und Flächenwachsthum geben die von BARFURTH (1895) gleichfalls an *Siredon*-Keimen vorgenommenen Anstichversuche Aufschluss, insbesondere jene combinirten Verletzungen, bei welchen zugleich ein Extraovat am animalen Pole und an der Pigmentgrenze der Morula (also nahe dem künftigen Urmundrande) gesetzt wurde. Es zeigte sich, dass in dem einen Falle das Extraovat des schwarzen Poles sich innerhalb eines Tages um 70°, das andere um 10° nach abwärts verschoben hatte. In einem zweiten Falle war das erstere binnen 48 Stunden an die Seite des letzteren gerückt, in einem dritten Falle war das erstere um 45°, das zweite Extraovat um 30° gegen den vegetativen Pol hingerückt, in 2 weiteren Fällen ergaben sich ähnliche Verhältnisse (p. 367 und 368). (In welchen Meridianen diese Zellbewegungen erfolgen, ist nicht angegeben.) Diese Versuchs ergebnisse weisen darauf hin, dass am Ektodermfeld, und zwar am animalen Pole, ein reges, intussusceptionelles Wachsthum stattfindet. Dass die Zellenbewegungen in der äquatorialen Region des Ektodermfeldes beim Beginn der Gastrulation etwas geringer sind, dürfte wohl auf den Widerstand der Dotterzellenmasse zurückzuführen sein, der sich am animalen Pole nicht in solchem Grade unmittelbar fühlbar machen dürfte. Es ist wohl anzunehmen, dass die Wirkung der Schwerkraft beide Extraovate im selben Sinne beeinflusst, die Verschiebungen also relativ annähernd richtige Verhältnisse zeigen.

Da in dem mir zugewiesenen Untersuchungsmateriale die jüngeren Entwickelungsstadien (bis Stadium 20) nicht vertreten waren, so will ich die ersten Entwickelungsvorgänge an der Wachsthumszone der dorsalen Urmundlippe für *Triton alpestris* schildern, einer Urodelenform, deren Embryonen auch

in ihrer äusseren Gestalt, sowie in der Anordnung der Dotterzellenmasse denen von *Ceratodus* ähnlich sind. Meine Befunde von *Triton* bestätigen in allen wesentlichen Punkten die klassischen Untersuchungen HERTWIG's an *Triton* (1883). Ich habe es daher unterlassen, Schnittbilder beizufügen, und nur zur Ergänzung der HERTWIG'schen Darstellung eine plastische Reconstruction eines Embryos angefertigt (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 1, Ansicht von der vegetativen Seite), der zwischen die Stadien Taf. 12, Fig. 3 und 4 HERTWIG's einzureihen wäre und dem Stadium 15 von *Ceratodus* entspricht. Der Dotterpfropf (*D.pf.*) bezw. das Entodermfeld der Blastula liegt noch theilweise frei, die dorsale Urmundlippe ist halbmondförmig begrenzt, die Furchungshöhle nahezu vollständig verdrängt (vergl. Medianschnitt Taf. 13, Fig. 4 HERTWIG, sowie Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 21). Vom freigelegten inneren Faltenblatte der Decke der Urdarmhöhle nehmen zu beiden Seiten einer dorsomedianen Zone flügelförmige Zellcomplexe ihren Ursprung, die axialen Mesodermflügel (*a.M.fl.*). Sie sind seitlich von freien convexen Rändern begrenzt. Die (rechterseits dargestellte) Ursprungszone lässt sich vom Rande der dorsalen Urmundlippe aus bis über den Aequator des Eies hinaus verfolgen, woselbst sie verschmälert endigt. Der zwischen den beiden Ursprungszonen gelegene dorsomediane Abschnitt der Urdarmwand bildet das Chordablastem (*Ch.bl.*). Letzteres, sowie die Mesodermflügel liegen der ektodermalen äusseren Platte der dorsalen Urmundlippe unmittelbar an, welches in der Abbildung nur am Urmundrande zu sehen ist. Es ist anzunehmen, dass die einzelnen Abschnitte der dorsalen Urdarmwand, das Chordablastem und die paarigen Ursprungszonen der axialen Mesodermflügel, schon beim Beginne der Gastrulation durch ihre Lagerung zu diesen Leistungen qualificirt sind und im Blastulastadium als axialer Keimbezirk eine Anordnung aufweisen, die auf Taf. LXXXV, Fig. 1 dargestellt ist. Das Territorium des Chordablastems (grün) dürfte mit den axialen Mesodermursprungszonen (braun) zungenförmig in das entodermale Feld (gelb) einragen, mit welchen es die Urdarmwand bildet und sich einstülpt. Die zwischen dem ektodermalen (grau) und entodermalen Feld verlaufende rot punktirte Linie entspricht der Ursprungszone des erst später sich vervollständigenden peristomalen Mesoderms, die bei der Invagination in den Urmundrand zu liegen kommt. Diese Ursprungszone ist im vorliegenden Stadium erst in ihrem dorsolateralen Abschnitte in Thätigkeit und liefert im unmittelbaren Anschlusse an die axialen Ursprungszonen einen ventralen Randabschnitt der Mesodermflügel. An der Stelle, wo die gegen den Rand hin sich verdünnenden Mesodermflügel am breitesten sind, dürfte beim vorliegenden Embryo deren erste Anlage stattgefunden haben, worauf sich die beiden Ursprungszonen zugleich mit den übrigen Componenten des axialen Keimbezirkes nach vorn und rückwärts durch intussusceptionelles Wachsthum verlängerten. — Die Schnitte der Serie, nach welcher das Modell angefertigt wurde, stimmen mit den von HERTWIG auf Taf. 15, Fig. 6; Taf. 13, Fig. 9; Taf. 14, Fig. 10 und 9; Taf. 15, Fig. 17 dargestellten Schnittbildern überein. Der erste dieser Schnitte ist durch die dorsale Urdarmwand geführt und zeigt die an ihrem Ursprunge 2—3 Zellen starken Mesodermflügel im Zusammenhange mit der Decke der Urdarmhöhle. Der Schnitt geht durch die Aequatorialzone des Eies. „Aehnliche Bilder bemerkt man", wie auch HERTWIG p. 300 angiebt, „noch auf den nächstfolgenden Schnitten, dann aber ändert sich das Bild, indem etwas weiter nach dem Kopfende des Eies zu der Mesoblast schwindet und die beiden primitiven Keimblätter sich unmittelbar berühren." In diesem Gebiete (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1 und 2) liegt also das invaginirte Entodermfeld dem äusseren Keimblatte unmittelbar an, weiter vorne am Grunde der Urdarmhöhle schieben sich zwischen beide Epithelschichten Dotterzellen ein (vergl. RUFFINI, Fig. 9). Der Schnitt Taf. 13, Fig. 9 (HERTWIG) ist offenbar knapp unterhalb des freien Randes der dorsalen Urmundlippe geführt und trifft die peristomal entstandene Randzone der Mesodermflügel, die aus den dorsolateralen Abschnitten des Urmundrandes hervorgesprosst ist. An meinem Objecte konnte ich die Spalte zwischen den Mesodermflügeln und der Dotterzellenmasse nicht so weit medialwärts verfolgen. HERTWIG bemerkt übrigens selbst (p. 298), dass „sie von beiden (d. h. dem Ektoderm und den grossen Dotterzellen), namentlich aber vom Ektoderm durch einen Spaltraum eine Strecke weit gesondert

sind." Ein Schnitt durch die Mitte der seitlichen Randabschnitte des Blastoporus bot dasselbe Bild dar, wie es HERTWIG von einem correspondirenden Schnitte durch einen viel älteren Embryo, dessen Medullarwülste sich bereits einander näherten, abgebildet hat (Taf. 14, Fig. 10). HERTWIG selbst bemerkt darüber (p. 328): „Von der Anlage eines mittleren Keimblattes ist noch nichts wahrzunehmen. Die seitliche Urmundlippe ist verdickt und aus kleinen Zellen zusammengesetzt. Ihr inneres Blatt oder das primäre Entoblast hängt unmittelbar mit der Dottermasse zusammen." Ueber den Schnitt durch die ventrale Begrenzung des Urmundes (Taf. 15, Fig. 17) bemerkt HERTWIG folgendes (p. 300): „Man sieht Entoblast und Dottermassen, welche anderswo durch einen Spalt getrennt sind, eine Strecke weit verschmolzen und die Dotterzellen in grosser Ausdehnung in kleinere Elemente von der Grösse der Mesoblastzellen zerfallen." „Auf einem weiteren Schnitte, der nicht mitdargestellt wurde, ist die Verschmelzungsstelle kleiner geworden, dann wird die Trennung überall eine vollständige. Die Zone kleiner Zellen im Dotter wird immer beschränkter und verliert sich rasch vollständig, so dass in kurzer Entfernung vom Blastoporus dem Ektoblast ausschliesslich grosse Dotterzellen anliegen." Mit dieser vollkommen richtigen, objectiven, auch für *Triton alpestris* zutreffenden Beschreibung stimmt indes die Beschriftung der betreffenden Abbildung nicht überein. Der kleinzellige Complex, welcher zwischen dem Ektoderm und der Dotterzellenmasse eingeschaltet ist, wurde als Mesoderm bezeichnet, während er eigentlich einen Theil der Urdarmwand repräsentirt. Auch an einem Sagittalschnittbilde (Taf. 13, Fig. 4) durch eine junge Gastrula findet sich bereits eine wohl abgegrenzte ventrale Mesodermanlage vor, die ich sowohl bei *Triton alpestris* wie bei *Ceratodus* an dieser Stelle erst viel später auftraten sah. Wie kann übrigens in einem so jungen Stadium am ganzen Rande des Urmundes Mesoblast vorhanden sein, wenn in älteren Stadien, deren Nervenrohr sich bereits zu schliessen beginnt, an den ventrolateralen Abschnitten noch „nichts davon wahrzunehmen" ist? Es waren also an den betreffenden Schnitten wohl artificiell entstandene Spalten vorhanden, welche bei den etwas brüchigen Objecten nur allzu leicht entstehen und eine Sonderung des kleinzelligen Entoderms der Blastoporuslippe von der zum Theil von ihr selbst abgefurchten Dotterzellenmasse verursachten.

Die weitere Entwickelung des axialen Keimbezirkes der dorsalen Urmundlippe, d. h. jenes Wandabschnittes der Gastrula, an welchem das Wachsthum relativ am intensivsten ist und sämmtliche Axengebilde des Körpers erzeugt werden, erfolgt in einer Weise, die für die Cranioten charakteristisch ist. Beim *Amphioxus* verlängert sich dieser dorsale axiale Keimbezirk fast ausschliesslich nach hinten, und apponirt nach vorn zu die Axengebilde des Körpers, die Chorda, die axialen Mesodermflügel, das Neuralrohr. An der Bildung des sogenannten Kopffortsatzes betheiligt er sich als solcher nicht. Die bereits abgeschnürte Chorda bildet selbständig nach vorn einen Fortsatz aus, das vorderste Ursegmentpaar entwickelt nach vorn einen hohlen Fortsatz, dessen mediale Wand zur Seite der Chorda Muskelfibrillen apponirt. Der Urdarm buchtet sich schon frühzeitig ein wenig nach vorn und oben dorsalexcentrisch aus — auch das Neuralrohr verlängert sich ganz wenig nach vorn und endigt in einiger Entfernung vom vorderen Ende des Kopffortsatzes mit einer Anschwellung seiner Wand, der rudimentären Hirnanlage (HATSCHEK 1881). Der Kopffortsatz des *Amphioxus* ist eben im Wesentlichen ein Steuerapparat. Hinsichtlich des Verhaltens des vordersten Mesodermabschnittes sind CERFONTAINE's Angaben von Interesse, dass das zuerst auftretende (chronologisch vorderste) Ursegment sehr lange mit dem Darme in offener Communication bleibt — bis in eine Entwickelungsphase, in der sich bereits die 7 folgenden Ursegmente abgeschnürt haben. Dieser Umstand lässt darauf schliessen, dass die zuerst apponirte Zone des Körpers nicht am vorderen Ende der Mesodermrinnen, sondern in geringer Entfernung von demselben etwa in der Mitte der anfangs einheitlichen Wachsthumszone gelegen war. CERFONTAINE bezeichnet die vor dem chronologisch ersten Ursegmentpaare auftretenden HATSCHEKschen Entodermsäckchen als topographisches vorderstes Ursegmentpaar, eine Angabe, die, solange das Schicksal dieser Ausstülpungen nicht bekannt wird, einer gewissen Reserve begegnen dürfte.

Anders verhält es sich bei den Cranioten, deren vorderer Kopfabschnitt durch die Differenzirung der gesammten dorsalen Wachsthumszone, des axialen Keimbezirkes, zu Stande kommt. Nicht die bereits abgeschnürte Chorda, sondern das Chordablastem, nicht das erste Ursegment, sondern die axialen Ursprungszonen des Mesoderms verlängern sich nach vorn und produciren die nach den beiden Seiten hin sich ausbreitenden vorderen Abschnitte der Mesodermflügel, die bis ans vordere Kopfende reichen. — Im Einzelnen ergeben sich bei *Triton* folgende Verhältnisse. Anfänglich verlängert sich der dorsale, axiale Keimbezirk durch intussusceptionelles Wachsthum sowohl nach vorn, wie nach hinten. Dann bleibt ein mittlerer Abschnitt stationär, während ein vorderer und ein hinterer Abschnitt das Wachsthum fortsetzen. Dies macht sich vor allem am Verhalten der Mesodermursprungszone bemerkbar. Auch diese ist anfangs einheitlich und zeigt eine Längenausdehnung, die der Ausdehnung des axialen Keimbezirkes entspricht. Dann beginnen sich die Mesodermflügel in ihrer Mitte von der Urdarmwand abzuschnüren. Die so entstandene intermediäre Zone wird nun immer länger, die durch sie gesonderten Mesodermkeime (Ursprungszonen) weichen immer mehr auseinander, behalten aber dieselbe relative Längenausdehnung bei. In späteren Stadien werden sie sogar kürzer. Anfänglich ist im Bereiche dieser intermediären Zone das Chordablastem in die dorsale Urdarmwand eingeschaltet. Diesen Zustand weist der jüngste von mir untersuchte *Ceratodus*-Embryo auf (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 4). Dann wird auch das Chordablastem an der Stelle, wo sich die axialen Mesodermflügel zuerst losgelöst haben, vom Entoderm unterwachsen und aus der Begrenzung der Urdarmhöhle ausgeschaltet. In derselben Region beginnen sich späterhin auch die Medullarwülste zu erheben und sich zum Rohre zu schliessen; hier setzt auch die segmentale Gliederung der Mesodermflügel ein. Die intermediäre Zone repräsentirt also den zuerst angelegten, insofern ältesten Abschnitt der axialen Gebilde, in dieser Region beginnt auch die weitere Differenzierung der letzteren. Diese Zone wächst als solche relativ nicht mehr in die Länge, sie wird durch das andauernde Wachsthum der beiden durch sie von einander gesonderten Abschnitte des ursprünglich einheitlichen dorsalen (axialen) Keimbezirkes verlängert. Dies zeigt sich insbesondere nach dem Auftreten der dorsalen Segmentirung sehr deutlich. — Auf diese Weise erscheint nun das ursprünglich intussusceptionelle in ein appositionelles Wachsthum verwandelt. Hierbei macht sich jedoch schon frühzeitig zwischen den beiden Abschnitten des axialen, dorsalen Keimbezirkes insofern ein Unterschied bemerkbar, als der hintere, terminale, von der dorsalen Urmundlippe begrenzte Abschnitt speciell in der Randzone eine besondere Steigerung seiner Proliferation aufweist. Dies ist an der relativ grösseren Anzahl der Kerntheilungen zu erkennen, deren Vermehrung übrigens intermittirend, nicht gleichmässig andauernd, zu erfolgen scheint. Es entsteht also im dorsalen Urmundrande ein Proliferationscentrum, von welchem die Zellvermehrung nach vorn allmählich abflaut. Insofern herrscht hier ein reines appositionelles Wachsthum vor. Von diesem hinteren axialen Keimbezirke aus wird die Neuralplatte, die seitlichen Mesodermflügel mit ihrem peristomal entstandenen Randstreifen, ferner die am vorderen Ende des axialen Mesodermkeimes zusammenhängenden beiden übrigen Componenten der Urdarmwand, das Chordablastem und das Entoderm gegen die intermediäre Zone hin angelegt, wodurch diese in caudaler Richtung verlängert wird. Hierbei muss der terminale Keimbezirk im selben Maasse zurückweichen. — Innerhalb des vorderen Keimbezirkes ist an keiner Stelle eine besonders rege Proliferation zu bemerken. Die Zellvermehrung und Verlängerung erfolgt gleichmässig auf der ganzen Strecke derselben; ganz allmählich lösen sich, von der intermediären Zone ausgehend, die axialen Mesodermflügel los, die in diesem Bezirke keine peristomal entstandene Randzone erhalten können. Es erscheint also im vorderen Keimbezirke das appositionelle mit dem intussusceptionellen Wachsthum combinirt. Zum mindesten tritt das erstere nicht so auffällig in Erscheinung, wie im terminalen, dorsalen Keimbezirke.

Diese Gestaltung des axialen Keimbezirkes soll das nebenstehende Schema veranschaulichen (Textfig. 3 a). Die ausgezogenen Linien stellen einen Medianschnitt durch eine schon ziemlich weit entwickelte Gastrula dar. Das punktirte Feld (gegenüber der Bezeichnung *App. c.*) giebt die ursprüngliche Ausdehnung der Mesoderm-

flügel an, deren caudales Ende bis an den dorsalen Urmundrand heranreicht, dessen ursprüngliche Stellung mit einem * bezeichnet ist. Damit ist auch die ursprüngliche Lage des dorsalen, axialen Keimbezirkes gegeben. Die gegen die Mitte des Eies einander folgenden gestrichelten und punktirten Linien zeigen in ihren umgebogenen dorsalen Abschnitten die Grenzen des Keimbezirkes, bezw. der Mesoderm-Ursprungszonen, mit ihren ventralen, bogenförmig verlaufenden Abschnitten die Ausbreitung der Mesodermflügel an. Ihre dorsale Ursprungszone erscheint in den drei ersten Phasen noch einheitlich, dann durch jene intermediäre Zone, gewissermaassen das Centrum der Apposition (*App. c.*), in einen vorderen und hinteren Abschnitt gesondert. Die Pfeile an der Convexität der Neuralplatte (*N. pl.*) zeigen die Richtungen an, in welche die Axenorgane verlängert werden, die gestrichelten äusseren Pfeile die Richtungen, in denen die beiden Abschnitte des axialen Keimbezirkes auseinanderweichen. Der längere Pfeil zwischen der innersten punktirten und gestrichelten (Mesodermrand) Linie entspricht der Richtung, in der vom dorsolateralen Urmundrande aus der ventrale, peristomal entstandene Randstreif der Mesodermflügel apponirt wird.

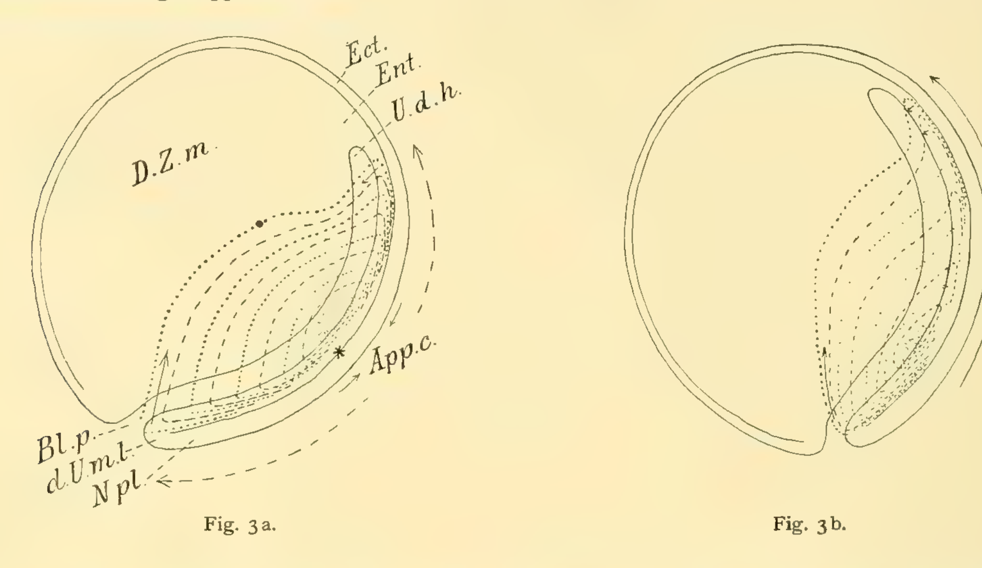


Fig. 3a. Fig. 3b.

An der äusseren Oberfläche der Gastrula (bezw. Neurula) macht sich die Entfaltung des dorsalen Keimbezirkes einerseits durch das allmähliche Vorrücken, bezw. Zurückweichen der den terminalen Keimbezirk begrenzenden dorsalen Urmundlippe, andererseits durch die Verlängerung der sog. Rückenrinne nach vorn bemerkbar. Ueber das Auftreten der letzteren macht Hertwig (1883) folgende Angaben: „Nach vorn vom Urmund und in geringer Entfernung von ihm senkt sich die Oberfläche des Eies zu einer kleinen Furche ein, die mit der Längsaxe des Eies zusammenfällt. Anfänglich kurz, verlängert sie sich mehr und mehr nach vorn und nimmt schliesslich die ganze Dorsalfläche des Eies ein. Mit der gleichgerichteten Urmundspalte fliesst sie weder anfangs noch auch später zusammen, sondern bleibt von ihr durch einen queren Wall getrennt, wodurch deutlich bewiesen wird, dass beide Bildungen vollkommen unabhängig von einander sind. Da mit der Verlängerung der Rückenrinne nach vorn auch das Ei in eine mehr ovale Form übergeht, ist auf diesem Stadium die Orientirung über Bauch und Rückenfläche, über vorn und hinten in hohem Grade erleichtert" (p. 297). Dieselben Verhältnisse zeigen sich auch an der Oberfläche des Eies von *Triton alpestris* und, wie der Vergleich der Abbildung Hertwig's (Taf. 12, Fig. 6) mit Semon's Abbildung (Taf. 2, Fig. 20) ergiebt, auch bei *Ceratodus*. Allerdings erscheint die Rückenrinne, den Abbildungen nach zu schliessen, bei *Ceratodus* etwas abgeflacht. — Was die Entstehung der Rückenrinne anbelangt, so kommt dieselbe ganz passiv dadurch zu Stande, dass sich zu beiden Seiten einer dorsomedianen Zone der Urdarmwand — des Chordablastems — die Mesodermflügel

verdicken, zellreicher werden und das sie bedeckende Ektoderm ein wenig vorwölben. Dass die Rückenrinne nicht am dorsalen Rande des Urmundes ausläuft, ist darauf zurückzuführen, dass im Bereiche dieser Appositionszone beide Faltenblätter der dorsalen Urmundlippe verdickt sind und daher als querer Wall an der Oberfläche des Keimes vortreten.

Die Rückenrinne wird also von einem dorsomedianen Abschnitte der Neural- (Medullar-)Platte gebildet, die sich durch intussusceptionelles Wachsthum nach den beiden Seiten hin erheblich verbreitert. Die Längenentwickelung der Neuralplatte bezw. der Rückenrinne dürfte zu Beginn der Differenzirung der dorsalen Urmundlippe, d. h. vor dem Auftreten jener intermediären Zone, vorwiegend durch intussusceptionelles Wachsthum, nach dem Auftreten des letzteren von Seiten des terminalen Keimbezirkes durch Apposition erfolgen. Im Bereiche der cranialen Wachsthumszone scheint auch an der Neuralplatte das intussusceptionelle Wachsthum auch späterhin vorzuherrschen.

Die Urdarmwandabschnitte der beiden Wachsthumszonen müssen, indem sie zugleich mit dem Ektoderm gegen einander die ihnen zugehörigen axialen Gebilde (Chorda, Mesoderm, Entoderm) produciren und auseinanderweichen, die Dotterzellenmasse vor sich herschieben. Der Widerstand der letzteren wird der vorderen Wachsthumszone durch den vorn an das Chordablastem und die Ursprungszonen der axialen Mesodermflügel anschliessenden freien, d. h. von der Dotterzellenmasse abgelösten Abschnitt des invaginirten Entodermfeldes übermittelt, welches gleichfalls in regem intussusceptionellen Wachsthum begriffen ist. Dieser Entodermabschnitt liefert die Wand der inneren Mundbucht und die sogenannte entodermale Abschnürungs- oder Grenzfalte (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 2 *n.f.*, *i.M.b.*, *Gr.f.*; Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 21—23). Auf den hinteren Keimbezirk, die terminale Appositionszone, wird der Widerstand der Dotterzellenmasse durch die seitlichen Urmundränder übertragen, die in dieser Hinsicht wie Strebepfeiler wirken. Es wurde schon oben darauf hingewiesen, dass in Folge der Dotteransammlung die einzelnen Randabschnitte des Urmundes nicht wie beim *Amphioxus* sich miteinander ungehindert in caudaler Richtung entfalten können, sondern gegen einander vorwachsen und sich gegenseitig in ihrer Entfaltung hemmen. Bei diesem „Kampf der Theile“ siegt nun die schon von vornherein mit einer grösseren Entwickelungspotenz ausgestattete dorsale Lippe und schiebt sich mit dem gesammten, spaltförmig verengten Urmund im medianen Meridian des Eies gegen den vegetativen Pol und über diesen hinaus vor. Der ventrale Urmundrand wird also zurückgeschoben, anstatt sich, wie beim *Amphioxus*, zugleich mit dem dorsalen in caudaler Richtung zu entwickeln.

Durch diese, von beiden Seiten her erfolgende Zusammenschiebung der Dotterzellenmasse wird nun der Schwerpunkt des Eies und damit dessen Gleichgewichtslage derart verändert, dass eine Rotation des Eies in der Medianebene entgegen der Richtung des Uhrzeigers, um ca. 90° die Folge ist. Dann erscheint die Rückenrinne nach oben, der Blastoporus nach hinten gewendet (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 4, mit Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 21—22, in welchen das Ei in annähernd seiner ursprünglichen Stellung orientirt ist; vergl. Tafelerklärung).

Von dem Phänomen der Aufwärtsdrehung kann man sich bekanntlich am lebenden Objecte durch eine entsprechende Rückdrehung des Eies sehr leicht überzeugen. Da die Dotterzellenmasse bilateralsymmetrisch angeordnet oder zum mindesten ausbalancirt ist (sonst könnte ja die Rückenrinne und die Medianebene nicht vertical eingestellt sein), so müsste die Rotation auf einem isolirten Medianschnitt in Erscheinung treten. Reconstruiren wir einen solchen Medianschnitt, in dem wir ihn bei stärkerer Vergrösserung auf Carton zeichnen, die Hohlräume der Furchungs- und Urdarmhöhle aussparen und durch das Centrum eine horizontale Axe führen, so gewinnen wir ein instructives Demonstrationsmodell. Allerdings müsste das Experiment unter Flüssigkeit vom specifischen Gewichte des eiweisshaltigen Inhaltes dieser Höhlen ausgeführt werden — doch es handelt sich ja nicht um die Darstellung minutiöser Ausschläge.

Sowohl an Medianschnitten durch Gastrulae von *Triton* wie an solchen von *Ceratodus* macht sich am Beginn der Längenentwickelung an der dorsalen Urdarmlippe eine Einrollung bemerkbar (vergl. Taf. 13, Fig. 4 und 5, HERTWIG; Fig. 10, RUFFINI; Taf. 32, Fig. 19, 21, SEMON), die an der inneren Oberfläche der Urdarmwand zur Bildung einer queren Furche führt. Es liegt die Annahme nahe, dass dieser nur vorüber-

gehende Zustand durch die Rückstauung der sich gegen die Dotterzellenmasse vorwärtsschiebenden dorsalen Urmundlippe verursacht werde, deren Widerstand durch die seitlichen Urmundränder auf sie übertragen wird.

Nach welcher Seite die Dotterzellenmasse mehr zusammengeschoben wird, nach vorn oder nach hinten, lässt sich an Präparaten nicht mit Sicherheit feststellen. Es kommen zweierlei Möglichkeiten in Betracht: entweder es überwindet die dorsale Lippe durch Vermittelung der seitlichen Urmundränder den vorgelagerten Widerstand der Dotterzellenmasse und schiebt sich in einer dem Fortgange der Apposition der axialen Gebilde entsprechenden Ausdehnung über den vegetativen Pol an die gegenüberliegende Seite des Aequators vor, oder es erfolgt in dieser Richtung eine Anstauung des apponirten Materials, und ein Ausweichen des letzteren gegen den animalen Pol hin, oder endlich drittens: es erfolgt ein Ausweichen nach der Dorsalseite hin. Ein dem zweiten analoger Fall würde eintreten, wenn wir eine in der Längenentwickelung begriffene *Amphioxus*-Gastrula so fixiren könnten, dass der Urmund einer nachgiebigen Unterlage anliegt. Die Gastrula würde sich, soweit sie den elastischen, dem Urmunde vorgelagerten Widerstand überwinden könnte, in caudaler Richtung, im Uebrigen aber in entgegengesetzter Richtung verlängern. Der Wachstumsprocess an sich würde dadurch nicht die geringste Veränderung erleiden, es würden, wie unter normalen Umständen, von jenem terminalen, axialen Keimbezirke aus nach vorn immer neue Abschnitte der axialen Gebilde des Körpers apponirt werden, es wäre nur das punctum fixum mit dem punctum mobile vertauscht. Genau dasselbe könnte die Dotterzellenmasse am Amphibien- oder *Ceratodus*-Keim bewirken. Die beiden Möglichkeiten sind in den Textfigg. 3a und 3b berücksichtigt. Die beiden Schemata unterscheiden sich vor allem dadurch, dass im letzteren (3b) die Intervalle zwischen den einzelnen gestrichelt und punktirt angegebenen Linien, welche die Ausbreitung des Mesoderms, bezw. das Auseinanderweichen seiner Ursprungszonen der (beiden Wachsthumszonen) darstellen, vorn, d. h. im Bereiche der animalen Keimhälfte grösser sind, als in der Nachbarschaft des Blastoporus. Darüber, nach welcher Richtung die Längenentwickelung unter normalen Verhältnissen erfolgt, kann nur die Beobachtung am lebenden Objecte Aufschluss geben, deren Ergebnisse am Schlusse dieses Capitels erörtert werden sollen.

Wir wenden uns nun zur Beschreibung des **Stadiums 21** der SEMON'schen Normentafel. Von demselben Modell, welches in Fig. 4 der Taf. LVII/LVIII in der linken Seitenansicht dargestellt ist (vergl. p. 673), stammt auch die Abbildung der hinteren Eihälfte Taf. LVII/LVIII, Fig. 2. Das Ektoderm erscheint nicht wie in der Seitenansicht durch einen Medianschnitt auf der einen Hälfte vollkommen entfernt, sondern in der Umgebung des Blastoporus erhalten. Letzterer bildet einen sagittal gestellten engen Spalt, an dessen Begrenzung die seitlichen Urmundränder einen viel grösseren Antheil nehmen als die dorsale und ventrale Urmundlippe (vergl. auch Taf. 2, Fig. 21, SEMON). An der Dorsalseite des Keimes bemerken wir in geringer Entfernung von der Medianebene den einen Medullarwulst, welcher in der Urmundregion verstreicht. Der rechte Mesodermflügel ist an seinem Ursprunge abgetragen, so dass das Entoderm der seitlichen Urdarmwand frei zu Tage liegt. Die hintere, terminale Mesodermursprungszone ist schmal und hat eine Längenausdehnung, die etwa einem Viertel der ganzen Länge der Mesodermflügel entspricht. Die craniale Ursprungszone ist etwas kürzer und verschmälert sich nach vorn, während bei der caudalen Ursprungszone das Umgekehrte der Fall ist. Zwischen den beiden Ursprungszonen erscheint das Mesoderm von dem rinnenförmig gestalteten, noch in die dorsale Urdarmwand eingeschalteten Chordablastem, sowie dem dorsolateralen Entoderm bereits abgelöst. — Die caudale Ursprungszone reicht bis an die dorsolateralen Randabschnitte des Urmundes heran. Diese äussersten, peristomalen Abschnitte der Ursprungszone sind es nun, welche einen, vorläufig nicht genau abgrenzbaren, Randstreifen der Mesodermflügel nach vorn apponiren (vergl. Texfig. 3a, Richtung des Pfeiles zwischen der äussersten gestrichelten und punktirten Linie). Der vordere Randabschnitt der Mesodermflügel wird von dem verschmälerten vorderen Ende der cranialen Ursprungszone gebildet, welcher indes keine Beziehungen zum

Urmundrande aufweist, und in Folge dessen rein axiales Mesoderm apponirt. Sicherlich werden auch bei *Ceratodus* ebenso wie bei *Triton* die ursprünglich einheitlichen Mesodermursprungszonen (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 1 bis an den Urdarmrand reichen und daselbst mit dorsolateralen peristomalen Ausläufern endigen, so dass der Randstreifen der Mesodermflügel bis in die Gegend jener intermediären, zuerst apponirten Zone peristomalen Ursprunges ist. Diese Stelle ist in der Textfig. 3a durch einen grösseren Punkt in der äusseren Linie gekennzeichnet.

Von den beigegebenen Schnittbildern stellt das erste (Textfig. 4) einen Querschnitt durch die Mitte des Keimes dar, in deren Bereiche die solide angelegten, gegen den freien Rand zu sich verdünnenden Mesodermflügel bereits isolirt erscheinen. Der Process der Ausschaltung der Mesodermflügel bezw. ihrer Ursprungszonen aus dem Verbande der Urdarmwand vollzieht sich auch bei *Ceratodus* nicht unter so typischen Erscheinungen einer Unterwachsung wie beim *Amphioxus*. Immerhin können aber die Befunde im Sinne der Cölomtheorie gedeutet werden. Bisweilen weist die Chordarinne (*Ch. bl.*) eine asymmetrische Gestaltung auf und tritt keilförmig gegen die erheblich verdickte Medullarplatte vor (Textfig. 5), ein Verhalten, welches anscheinend nicht als ein Artefact zu betrachten ist. Schnitte durch die axiale Ursprungszone des Mesoderms ergeben das in Textfig. 6 dargestellte Bild. Die Chordarinne erscheint abgeflacht, zu beiden Seiten derselben wird die Urdarmwand von den axialen Mesodermursprungszonen gebildet, in deren Bereiche die Urdarmhöhle dorsolaterale Ausladungen aufweist. Das Auftreten der letzteren zeigt den Beginn der Unterwachsung an. Die benachbarte seitliche Urdarmwand verdickt sich lateralwärts immer mehr und geht in das Massiv der Dotterzellen über. Zwischen den Zellen der Decke der Urdarmhöhle und den Elementen der Dotterzellenmasse macht sich, abgesehen von den Grössenunterschieden, auch insofern eine Differenz bemerkbar, als die ersteren viel kleinere und sich auch etwas schwächer tingirende Dotterplättchen enthalten als die letzteren. Der Uebergang der kleineren, in Differenzirung begriffenen Zellen der Decke in die grossen, schollenförmigen Bodenzellen erfolgt fast unvermittelt, ungefähr in einer Ebene, die vom Grunde der zwischen den Mesodermflügeln und der Dotterzellenmasse



Fig. 4.

Fig. 5.

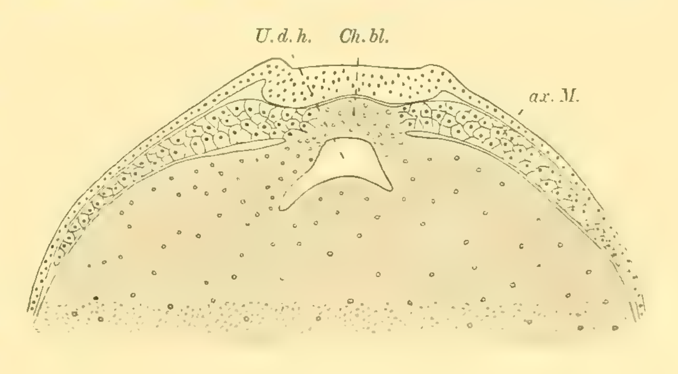


Fig. 6.

eingreifenden Spalte aus gegen den Boden der Urdarmhöhle ein wenig geneigt ist. An dieser Stelle sind an lädirten Objecten häufig Einrisse vorhanden. (Da es sich nicht sicher feststellen lässt, wie weit die Unterwachsung der Mesodermursprungszone durch die angrenzende seitliche Darmwand im Vollzuge begriffen ist, so wurden, um eine zu weit gehende Schematisirung der Abbildungen zu vermeiden, die einzelnen Territorien der dorsalen Urdarmwand nicht besonders gekennzeichnet und sämmtliche Kerne ihrer Zellen punktirt-geringelt eingetragen.) —

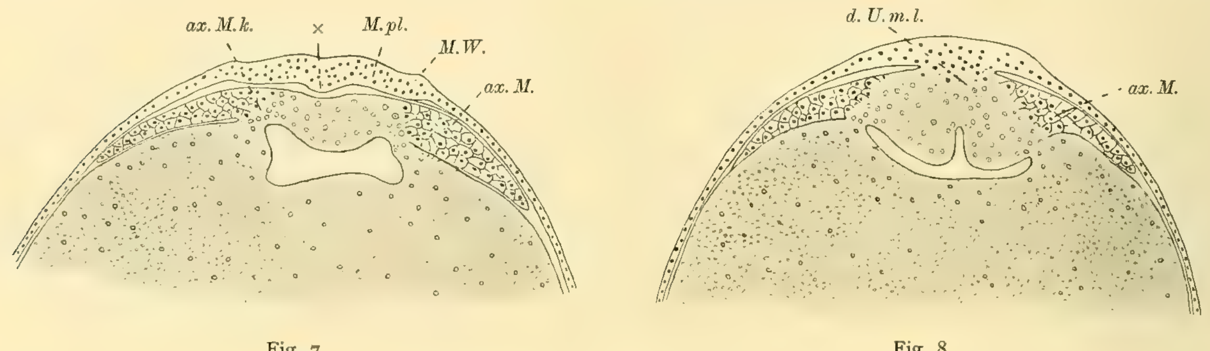


Fig. 7. Fig. 8.

Gegen den Schnitt der Textfig. 7 hin verbreitert sich die Urdarmhöhle, ihre Decke verdickt sich in der Mitte und springt wulstförmig ins Innere vor. Auch die Mesodermursprungszonen weichen auseinander und bilden die Wand tief einschneidender dorsolateraler rinnenförmiger Ausladungen der Urdarmhöhle. Das Verhalten der grobscholligen Dotterzellen zu den kleinzelligen, dorsolateralen Wandabschnitten der Urdarmhöhle ist dasselbe wie im vorhergehenden Schnitte. Ein 0,07 mm weiter zurückliegender Schnitt ist in Textfig. 8 abgezeichnet. An der inneren Oberfläche jenes dorsomedianen Zellenwulstes der Decke der Urdarmhöhle — der terminalen Appositionszone — schneidet eine Rinne ein, die in die dorsale Begrenzung des Urmundes ausläuft. Das Ektoderm steht mit der dorsalen Urdarmwand im Zusammenhange — es ist also die dorsale Urmundlippe angeschnitten (vergl. Textfig. 11, Medianschnitt). Von den dorsolateralen Abschnitten der Urdarmwand nehmen die axialen Mesodermflügel ihren Ursprung. Deutlicher als am vorhergehenden Schnitte erkennt man, dass die seitlichen Ausladungen der Urdarmhöhle nicht mit der Mitte der Mesodermursprungszone zusammenfallen, sondern deren ventralem Rande entsprechen, mithin also keine sogenannten Mesodermbildungsrinnen sind. Der

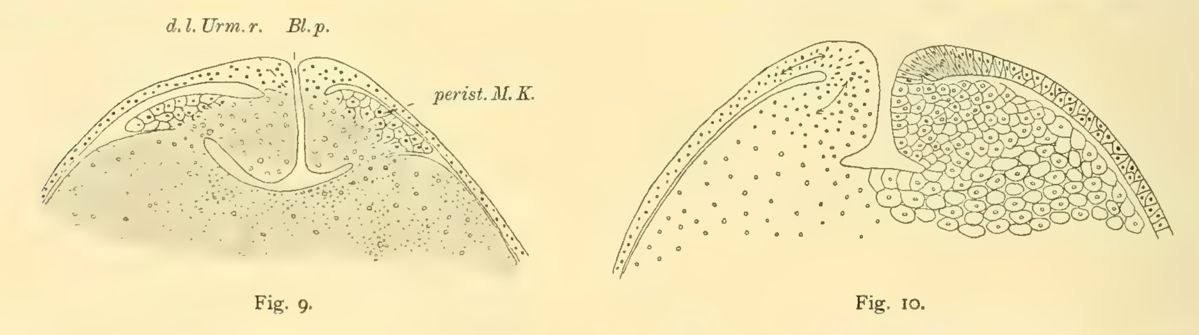


Fig. 9. Fig. 10.

Schnitt in Textfig. 9 ist durch die dorsolateralen Randabschnitte des Urmundes geführt und trifft die caudalen Enden der Mesodermflügel. Die Urmundränder treten nach innen wulstförmig vor und sind einander fast bis zur Berührung genähert. Der Uebergang der kleinzelligen Mesodermursprungszone und der schmalen an sie anschliessenden Abschnitte des Entodermfeldes der Gastrula in die Dotterzellenmasse erfolgt unvermittelt im Bereiche einer Linie, welche den Grund der seitlichen rinnenförmigen Ausladungen der Urdarmhöhle mit der Spalte zwischen der Dotterzellenmasse und den an ihrer Oberfläche sich ausbreitenden Mesodermflügeln verbindet

Die oberflächlich gelegenen Elemente der Dotterzellenmasse, welche ebenfalls dem Entodermfeld der Blastula angehören (vergl. Taf. LXXXIV/LXXXV, Fig. 1) und den morphologischen Werth eines inneren Keimblattes haben — sie entsprechen ja der ventralen Wand des *Amphioxus*-Urdarmes — haben ganz das Aussehen der Dotterzellen angenommen, sind gegen das Lumen abgeplattet, im Uebrigen abgerundet oder durch gegenseitigen Druck polygonal gestaltet und mit grobkörnigen Dotterpartikelchen beladen. — Ein Schnitt durch die ventrolateralen Randabschnitte des Urmundes ist in Textfig. 10 dargestellt. Das Lumen zeigt die Begrenzung eines umgestürzten T und wird von beiden Seiten durch die wulstförmig vortretenden seitlichen Urmundlippen eingeengt. Am Rande der Urmundlippe geht das aus hohen, zu einem mehrzeiligen Epithel an einander gefügten Zellen bestehende Ektoderm in die kleinzellige Urdarmwand über, die breit mit der Dotterzellenmasse zusammenhängt. An diesem Urmundabschnitte ist noch kein peristomales Mesoderm entwickelt. Die ventrale Urmundlippe (vergl. Medianschnitt Textfig. 11) erscheint nicht so scharf gegen die Dotterzellenmasse abgesetzt. Auch hier vermittelt eine schmale kleinzellige Zone den Uebergang des Ektoderms in die Dotterzellenmasse (in der Abbildung mit punktirt-geringelten Kernen angegeben). Ein so scharf umgrenzter und durch die vorwachsenden Urmundränder zusammengeschobener Dotterpfropf, wie z. B. bei den Anuren, kommt bei *Ceratodus* nicht zur Ausbildung (vergl. SEMON, Taf. 2, Fig. 14, 15; Taf. 32, Fig. 16—20). Die ventrale Urmundlippe schiebt das ihr vorgelagerte Entoderm bezw. das Dotterfeld ganz allmählich vor und überlagert dasselbe nicht in solcher Weise, wie dies bei Anuren, in geringerem Grade auch bei *Triton* der Fall ist.

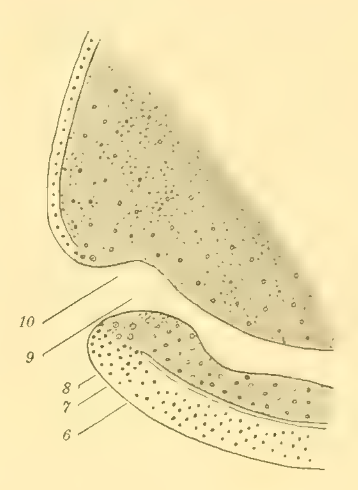


Fig. 11.

Die Anhäufung jener kleinen Zellen an den seitlichen und ventralen Abschnitten des Urmundrandes ist wohl als eine Stauungserscheinung aufzufassen, die in letzter Linie durch die Dotterzellenmasse bedingt wird. Beim *Amphioxus* können diese Randabschnitte vollkommen frei und ungehindert dorsocaudalwärts vorwachsen, beim *Ceratodus* und den Amphibien müssen sie aber die Dotterzellenmasse bezw. das an der Oberfläche der letzteren freiliegende Entodermfeld vor sich herschieben. Erst allmählich treten sie an der Oberfläche des Keimes wulstförmig vor, indem sie die Dotterzellenmasse (s. l.) überlagern. Ist nun der Blastoporus durch das im Eiradius erfolgende Flächenwachsthum seiner seitlichen Randabschnitte zu einem schmalen Spalt verengt, dann erscheint ein weiteres Vorwachsen in dieser Ebene unmöglich. Dies hat eine weitere Anstauung des fortwährend proliferirenden Materials der betreffenden Randabschnitte zur Folge, die sich auch an der äusseren Oberfläche durch das Vortreten der Urmundregion bemerkbar macht (vergl. SEMON, Taf. 2, Fig. 17h, 18h—21h). In dieser Weise wirken also die einzelnen Randabschnitte des Urmundes auf einander ein. Die Rückstauung des ektodermalen und ento-mesodermalen Materials der seitlichen Urmundlippe ist in Textfig. 10 durch doppelspitzige Pfeile zum Ausdruck gebracht. Am Ektoderm kann sich diese Rückstauung leichter ausgleichen, weil sie sich auf eine grössere Fläche vertheilt. Die sich ansammelnden Elemente der Urdarmwand hingegen finden an der Dotterzellenmasse einen erheblichen Widerstand. — Durch die Ueberwachsung des an der Oberfläche der Dotterzellenmasse freiliegenden, scheinbar derselben zugehörigen Entodermfeldes kommen nun jene seitlichen Ausladungen der Urdarmhöhle zu Stande (vergl. Schnitt 8—10; HERTWIG, Taf. 13, Fig. 9; Taf. 14, Fig. 18), die nicht im Sinne der Enterocölie als Mesodermbildungsrinnen gedeutet werden dürfen. Solche Rinnen müssten dem freien Lippenrande mehr genähert sein und in der Mitte der Mesodermursprungszone eingreifen. Würde die Dotterzellenmasse nicht abgefurcht werden — wie z. B. beim *Amphioxus* — dann würden diese seitlichen Ausladungen der Urdarmhöhle überhaupt nicht in dieser Form vorhanden sein, die

innere Oberfläche der Urmundlippen würde in einer Flucht in die seitliche Innenfläche der Urdarmhöhle übergehen.

Die plastische Vorstellung der dargestellten Verhältnisse soll die in Taf. LVII/LVIII, Fig. 19 dargestellte Innenansicht der dorsalen Urdarmwand vermitteln. Man erkennt, wie sich die nach innen wulstförmig vortretende dorsale Urmundlippe (die terminale Wachsthums- oder Appositionszone *t. W. z.*) — sich gewissermaassen gabelnd — in die ebenso gestalteten seitlichen Urmundränder fortsetzt. Letztere verstreichen gegen den ventralen Urmundrand. Die Rinnen, welche die so entstandene hufeisenförmig gekrümmte Vorwölbung umgeben, laufen nach vorn zu in die Chordarinne aus (vergl. Textfig. 10—6). Die ventrale Schnittfläche des Modelles gehört bereits dem Gebiete der Dotterzellenmasse bezw. des ihr aufliegenden Entodermfeldes an. Die vordere Schnittfläche entspricht der Ebene des Schnittes der Textfig. 6. — Der Mesodermflügel der einen Seite ist von unten her betrachtet dargestellt. Sein Randstreif reicht bis an den seitlichen Urmundrand heran. Die Fig. 18 derselben Tafel veranschaulicht das Verhalten der inneren Oberfläche des Ektoderms in der Urmundregion. Es erscheint gewissermaassen am Urmundrande durchschnitten und nach der Seite umgeklappt. An der Schnittfläche bemerken wir zunächst, dass die Umschlagstelle am Firste der beiden Faltenblätter der dorsalen Lippe viel dicker ist, als an den seitlichen und ventralen Randabschnitten (vergl. auch Textfig. 11). Eine kleine, dorsomediane, zungenförmige Verdickung (×) erstreckt sich vom Blastoporusrande auf eine ganz kurze Strecke nach vorn. Sie ist in der Textfig. 7 ebenfalls mit einem × bezeichnet. Zu beiden Seiten der dorsalen Urmundlippe wölben sich an der inneren Oberfläche des Ektoderms die verdickten lateralen Ausläufer der Medullarplatte vor (*M. w.*), die sich ganz allmählich verflachen. Dagegen erscheinen die weiter vorn gelegenen Abschnitte der Medullarplatte scharf gegen das nachbarliche, einschichtige, aus cubischen Zellen bestehende Entoderm abgesetzt (vergl. Textfig. 6). An dieser Stelle treten an der äusseren Oberfläche die Medullarwülste vor (Taf. LVII/LVIII, Fig. 2).

Ebenso wie an der äusseren und inneren Oberfläche ist auch an den Querschnitten durch den Urmundrand das indifferente Zellmaterial der dorsalen Urmundlippe, d. h. der caudalen Wachsthumszone, die das Blastem für die axialen Organe enthält, von den ebenfalls in Proliferation begriffenen, ursprünglich seitlichen Urmundrändern nicht scharf abzugrenzen. Dies wird vor allem dadurch verursacht, dass die seitlichen Wandabschnitte der Gastrula, bezw. Neurula, so rasch vorwachsen und den anfänglich so ausgedehnten Urmund zu einem schmalen, sagittal gestellten Spalt verengern, der nicht einmal die Breite des Chordablastems besitzt (vergl. Taf. 2, Fig. 14—21, SEMON; Taf. LVII/LVIII, Fig. 1, 2). Es erscheint also das ganze, anfänglich auf einen viel grösseren Umfang vertheilte Randmaterial des Urmundes zusammengeschoben, und dessen zu verschiedenen Leistungen determinirte Territorien sind dann viel schwieriger abzugrenzen als an jungen Gastrulastadien oder ***Amphioxus***-Larven. Die Verhältnisse werden noch dadurch complicirt, dass die fortwährend nach vorn die Axengebilde apponirende und mit einer viel grösseren Entwickelungspotenz ausgestattete dorsale Lippe bei ihrem Vordringen den übrigen Urmundrand im medianen Meridian des Keimes vor sich herschieben muss und daher den Widerstand der Dotterzellenmasse zu überwinden hat, der durch die seitlichen Urmundlippen auf sie übertragen wird. Dadurch wird die Anstauung des Zellenmaterials an der dorsalen Urmundlippe noch erheblich gesteigert. — Diese Umstände erscheinen nun dazu geeignet, die Längenentwickelung des Keimes von der Medianen nach den beiden Seiten hin abzulenken. Die thatsächlichen Befunde, vor allem die erhebliche Verbreiterung der Mesodermursprungszone an den dorsolateralen Urmundabschnitten (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 2), machen es sehr wahrscheinlich, dass an dieser Stelle des dorsalen Keimbezirkes eine Anstauung der Zellen stattfindet. Ursprünglich (vergl. Textfig. 12a), bei weit geöffnetem Urmunde, waren die beiden axialen Mesodermkeime in einer Flucht mit der Begrenzung der dorsalen Lippe gelegen. — Auch Chordablastem kann in diesen dorsolateralen — oder eigentlich dorso-dorsolateralen — Abschnitten des Urmundrandes enthalten sein. Es ist also anzunehmen,

dass zugleich mit dem Vorwachsen der rein seitlichen Randabschnitte des Urmundes auch die dorsolateralen Theile der terminalen Wachsthumszone der dorsalen Urmundlippe stärker vortreten, so dass der Rand der letzteren immer mehr concav wird und namentlich auch an der inneren Oberfläche eingefurcht erscheint. Die nebenstehende Abbildung (Textfig. 12b) soll dieses Verhalten veranschaulichen. Das Chordablastem ist quergestrichelt, die axiale Mesodermursprungszone grob, die peristomale fein punktirt. Auf diese Weise kommt auch noch ein Teil der axialen Mesoderm-Ursprungszone in das dorsolaterale Gebiet des Urmundrandes zu liegen. — Ein ähnliches Verhalten würde eintreten, wenn der terminalen Wachsthumszone eines vegetabilischen Sprosses ein stabförmiger, elastischer Widerstand vorgelagert wäre. Es würde in Anpassung an diesen Widerstand zu einer Einfurchung, zu einer Bifurcation des conisch gestalteten Vegetationskegels kommen, die so lange bestehen bliebe, bis der Widerstand überwunden ist. Es ist aber immer dasselbe Zellterritorium des Sprosses, welches eingespalten erscheint, es handelt sich also keineswegs etwa um eine fortlaufende Nahtbildung und eine fortschreitende Vereinigung vorher getrennt angelegter Theile. Solange der vorgelagerte Widerstand nachgiebig ist, werden die von der terminalen Wachsthumszone proximalwärts apponirten Gebilde einheitlich sein, die passiv entstandene Einspaltung des freien Endes wird sich nicht auf sie fortsetzen. Ist aber der Widerstand unnachgiebig, dann würde die Gabelung auch auf die von dem terminalen Wachsthumscentrum producirten Gebilde übergreifen.

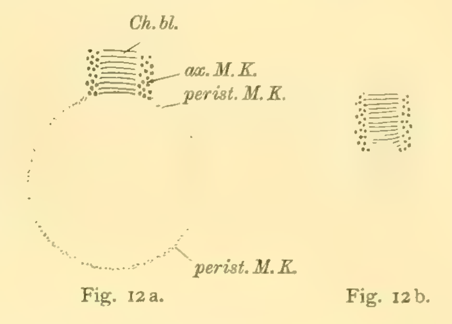


Fig. 12a. Fig. 12b.

Bei *Triton alp.* und *taen.* liegen nun genau dieselben Verhältnisse vor, wie bei *Ceratodus.* Dies bestätigt auch ein Vergleich der von ROETHIG (1901) an *Triton taen.* gewonnenen Photogramme mit den vorbesprochenen Schnittbildern von *Ceratodus.* Was ROETHIG im Schnitte 1 als eingestülptes Entoderm bezeichnet, ist ein von den vortretenden seitlichen Urmundlippen überwachsener Abschnitt des Entodermfeldes. Wie bei *Ceratodus* entspricht die seitliche Ausladung der Urdarmhöhle nicht der Mitte der Ursprungszone der Mesodermflügel, sondern dem Ende der Spalte zwischen den letzteren und der Dotterzellenmasse und ist auch demgemäss zu beurteilen (vergl. p. 679). Ob es gerechtfertigt ist, die dargestellten Bilder als Beweise einer Urmundnaht, die Rückenrinne als ein Product der Verschmelzung der Urmundränder zu betrachten, wird erst nach der Darstellung der gesammten Längenentwickelung des Keimes, sowie der Entstehung des peristomalen Mesoderms zu erörtern sein.

Embryonen aus dem **Stadium 22** (vergl. SEMON, Taf. 3, Fig. 22s, 22h, Normentafel *Ceratodus*, Fig. 22) unterscheiden sich von solchen aus dem Stadium 21 vor allem durch das stärkere Vortreten der Medullarwülste, die an ihrem vorderen Ende durch den sogenannten queren Hirnwulst in Verbindung treten. In ihren mittleren Abschnitten, in der späteren Cervicalregion, nähern sie sich bereits einander, so dass die Neuralanlage lyraförmig gestaltet erscheint. In diesem Gebiete, im Bereiche jener intermediären Zone (vergl. p. 673) beginnt auch an dem zugehörigen, bereits isolirten Mesodermabschnitte die Sonderung der Dorsalsegmente [1]). Die axialen Mesodermflügel (vergl. Schnittbild Textfig. 13) werden in ihren dorsalen Abschnitten höher, treten zu beiden Seiten der Medullar-

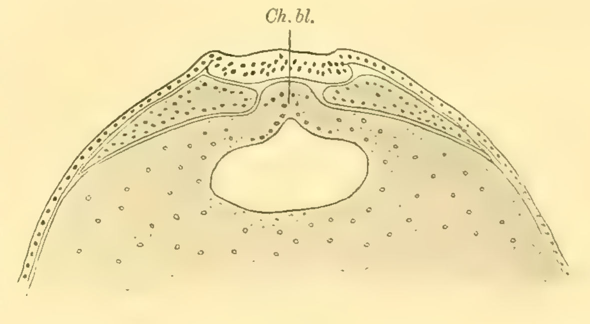
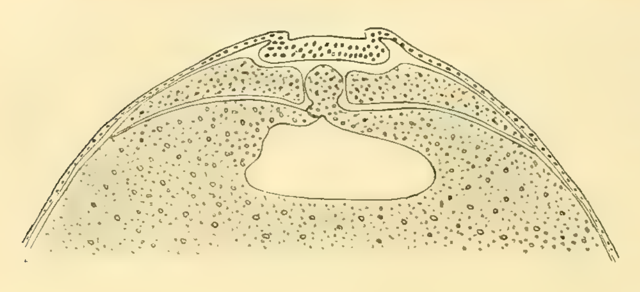


Fig. 13.

1) Da der Ausdruck Ursegmente für die die ganze Breite der Mesodermflügel einnehmenden Segmente des *Amphioxus* zu reserviren ist, bezeichne ich die sogenannten Urwirbel als Dorsalsegmente.

platte ein wenig vor. Ihre Zellen nehmen ein epitheliales Gefüge an und ordnen sich in zwei Schichten, während in den seitlichen Abschnitten eine Sonderung in zwei Blätter noch nicht bemerkbar ist. Letztere bestehen in ihrem Randabschnitte nur aus einer Zelllage, die der Dotterzellenmasse zwar innig anliegt, aber doch deutlich von ihr abgrenzbar ist. Die Mesodermflügel drängen sich mit keilförmig zugeschärften Rändern zwischen das Ektoderm und die Dotterzellenmasse ein. Das Chordablastem bildet wie im Schnitte 4 eine Rinne und erscheint in die dorsale Urdarmwand eingeschaltet. An einem durch die Mitte des Keimes geführten Schnitte (Textfig. 14) tritt bereits der Process der Abschnürung der Chorda und deren Unterwachsung durch das benachbarte Entoderm in Erscheinung. Dieser Vorgang spielt sich in derselben Weise ab wie bei *Triton* und zeigt deutliche Anklänge an die Verhältnisse beim *Amphioxus*. — Durchschnitte durch die Urmundregion ergaben dieselben Bilder wie beim vorhergehenden Stadium.


Fig. 14.

Im **Stadium 23** hat die Längenentwickelung des Keimes schon erhebliche Fortschritte gemacht. Beim Vergleiche der Seitenansichten (SEMON, Taf. 3, Fig. 23s, mit Taf. 2, Fig. 20s; Normentafel 1, Fig. 23) zeigt sich, dass die Neuralplatte die ganze Dorsalseite und die beiden Pole des linsenförmigen Eies einnimmt. Die Längenzunahme erfolgt hauptsächlich durch die Differenzirung der caudalen Appositionszone, das intussusceptionelle Wachsthum des vorderen Keimbezirkes macht keine so erheblichen Fortschritte. Zugleich mit der an der äusseren Oberfläche vortretenden Medullarplatte hat auch die Urdarmwand und mit dieser die Urdarmhöhle an Ausdehnung zugenommen. Letztere zeigt, wie das auf Taf. LIX/LX, Fig. 1 dargestellte, auf den Medianschnitt projicirte Ausgussmodell veranschaulicht, einen dem Profil des Keimes entsprechenden sichelförmigen Verlauf. Durch das Auseinanderweichen der beiden dorsalen Keimbezirke wird die Dotterzellenmasse von vorn und hinten zusammengeschoben und wölbt sich nun dorsalwärts, gegen die Urdarmhöhle vor, deren Boden sie bildet. Die Urdarmhöhle ist in ihrem mittleren und vorderen Abschnitte sehr geräumig. Nach vorn zu, woselbst die Medullarwülste lyraförmig auseinanderweichen, wird sie bei gleicher Breitenausdehnung allmählich niedriger und weist an ihrer Dorsalseite eine leichte Concavität auf. Das Profil der Urdarmhöhle entspricht ziemlich genau der Contour der Medullarplatte und zeigt am vorderen Ende der Neuralplatte — im Bereiche des sog. queren Hirnwulstes — eine leichte Vorwölbung. Unterhalb der letzteren verschmälert sich die Urdarmhöhle zusehends und endigt schliesslich kielförmig zugeschärft am Uebergange des vorderen epithelialen Entodermfeldes in die Dotterzellenmasse (vergl. p. 675). Bei einem anderen Embryo desselben Alters gingen vom blinden Ende der Urdarmhöhle seitliche, in die Dotterzellenmasse vorgreifende Divertikel aus. Gegen den Urmund zu nimmt die Urdarmhöhle in allen Dimensionen ab und zeigt einen querovalen Durchschnitt. Kurz vor dem Urmunde befindet sich jene dorsale, durch die Einrollung der Urmundlippe entstandene Ausladung, die auch auf die seitlichen Ränder übergreift und bereits an den Querschnitten der Textfigg. 7—10 gezeigt wurde. Die dorsale Urmundlippe ist wulstförmig begrenzt, die ventrale so wie im Stadium 22 nahezu rechtwinklig abgesetzt. Der Urmund ist eine in sagittaler Ebene eingestellte Spalte, die in der Mitte durch eine partielle gegenseitige Anlagerung der seitlichen Urmundränder unterbrochen erscheint. Eine Verschmelzung der Urmundränder konnte ich an dieser Stelle nicht mit voller Sicherheit constatiren. Auch der Umstand, dass im nächsten Stadium der Urmund wieder vollkommen einheitlich erscheint, spricht gegen die Annahme einer Sonderung des Urmundes (dieses Stadiums) in einen dorsalen und ventralen Abschnitt (Canalis neurentericus und After).

In der mittleren Region des Keimes ist nun die Chorda bereits auf eine längere Strecke isolirt und von der Darmwand unterwachsen. Im Bereiche der vorderen und hinteren Wachsthumszone ist das Chordablastem noch in die dorsale Urdarmwand eingeschaltet (vergl. Taf. LIX/LX, Fig 1). Die Mesodermflügel erscheinen in noch grösserer Ausdehnung isolirt, als die Chorda, sie sind in Folge der steten Appositionsthätigkeit der hinteren Wachsthumszone erheblich verlängert worden, und im selben Maasse sind ihre beiden Ursprungszonen auseinandergewichen. In diesem Stadium sind 5 Dorsalsegmente vorhanden (vergl. Taf. XLV, Fig. 1, welche die vorderen zwei Drittel des Keimes darstellt, durch einen schräg durch die Dotterzellenmasse geführten Schnitt begrenzt). Im Bereiche der Dorsalsegmente weisen die Mesodermflügel ihre grösste Breitenausdehnung auf. Dies sind deren älteste Abschnitte. Nach vorn zu verschmälern sich die Mesodermflügel und laufen in zwei streifenartige Zellencomplexe aus, die in geringer Entfernung vom queren Hirnwulste endigen. — Auch nach rückwärts gegen den Urmund hin nehmen die Mesodermflügel allmählich an Breite ab (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 3, Hinteransicht des Keimes). Ihre caudale Ursprungszone reicht nun schon fast bis an die ventrolateralen Randabschnitte des Urmundes heran, und sie sind in diesem Gebiete sicherlich rein peristomal. Es ist also vor allem die Längenausdehnung des Mesoderms — durch die stete Apposition von seiten der caudalen und cranialen Keimbezirke — in rascher Zunahme begriffen. Das zum Theil intussusceptionelle Flächenwachsthum nach den beiden Seiten hin schreitet etwas langsamer fort. Die Dotterzellenmasse liegt dem Ektoderm noch in grosser Ausdehnung unmittelbar an. Der freie Rand der Mesodermflügel ist keilförmig zugeschärft und wirft daher an der äusseren Oberfläche des Keimes keinerlei Erhebung auf. Er zeigt, wie aus den Tafelabbildungen zu ersehen ist, einen geschweiften Contour. Da und dort treten einzelne im Verbande der Mesodermflügel befindliche Zellen ein wenig vor — ein Verhalten, welches bei der Herstellung der Modelle nicht berücksichtigt wurde, da es in erster Linie darauf ankam, die allmähliche Ausdehnung der Mesoderms zur Darstellung zu bringen. Insofern sind die betreffenden Abbildungen ein wenig schematisirt. Ein Zusammenhang der Randstreifen des Mesoderms mit der Dotterzellenmasse war nirgends zu beobachten. Die Mesodermflügel hängen nur im Bereiche der beiden dorsalen Ursprungszonen mit der Urdarmwand zusammen, im Uebrigen sind sie vollkommen frei.

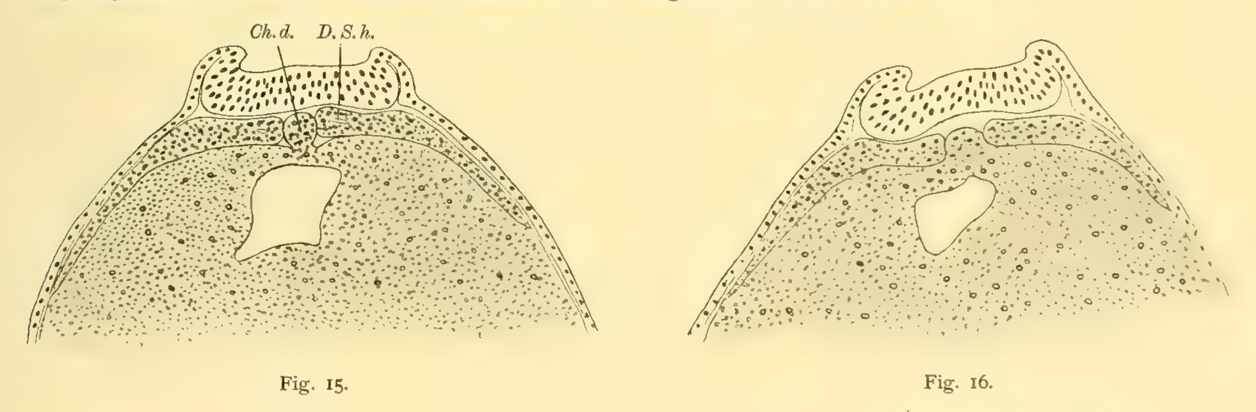


Fig. 15. Fig. 16.

Anbei sind einige Querschnitte durch den vorderen Abschnitt des Keimes abgebildet, deren erster (15) durch die Gegend des vordersten Dorsalsegmentes geführt ist (Textfig. 15), in dessen Innerem bereits ein spaltförmiges Lumen aufgetreten ist (*D. S. h.*). Die Chorda ist erst in Ablösung begriffen und wird von dem seitlich benachbarten Entoderm unterwachsen. Etwas weiter nach vorn (Schnitt 16) bietet die Chordaanlage dasselbe Verhalten dar wie der Schnitt 13 des vorhergehenden Stadiums (p. 681). Die Mesodermflügel haben sich weiter nach den beiden Seiten hin ausgebreitet, die Medullarwülste sind in Erhebung begriffen. Die Urdarmhöhle war bei diesem Embryo nicht so geräumig, wie bei dem zur Darstellung des Ausgusses benütztem (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 1). — Der Schnitt 17 erreicht bereits die craniale Ursprungszone des axialen Mesoderms, die in Taf. XLV,

Fig. 3 braun punktirt eingetragen ist. Das dorsomediane Chordablastem, die beiden axialen Mesodermkeime und die dorsolateralen Entodermabschnitte bilden das Dach der Urdarmhöhle, die nach vorn zu an Breite rasch zunimmt. Der von dem Entodermfelde der Dotterzellenmasse gebildete Boden der Urdarmhöhle weist eine unebene höckerige Oberfläche auf. — Der Schnitt 18 ist durch jenes Gebiet geführt, in dem sich die Mesodermflügel ziemlich rasch verschmälern und daher einen concaven freien Rand besitzen. An ihrem Ursprunge finden

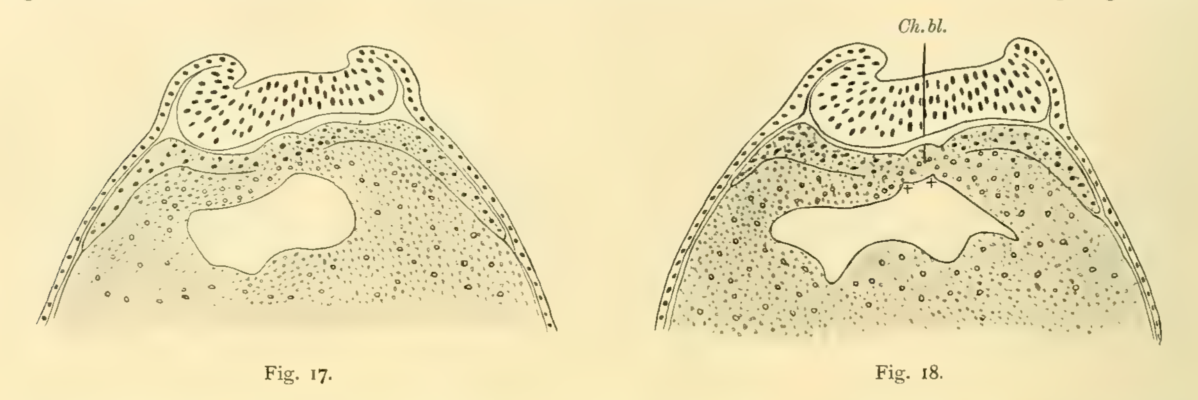


Fig. 17. Fig. 18.

sich rinnenförmige Einsenkungen (××), die caudalwärts mit einander convergiren und in die seichte Chordarinne des Abschnittes der Textfig. 17 übergehen. Es hat den Anschein, als ob die, diese Rinnen lateral begrenzenden, lippenförmigen Erhebungen des Entoderms durch die beginnende Unterwachsung der axialen Mesodermkeime und des Chordablastems hervorgerufen würden, welche den Process der Abschnürung der Mesodermflügel und der Chorda einleitet (Textfig. 18). Das Chordablastem (Chordaentoderm) wird im Schnitt 18 von einer einschichtigen Lage hoher prismatischer Zellen gebildet, während im Schnitte 17 die dorsomediane Urwand aus mehreren Zelllagen besteht, deren innerste dem Lumen zugekehrte wohl durch die Unterwachsung gebildet worden ist. (Die Kerne

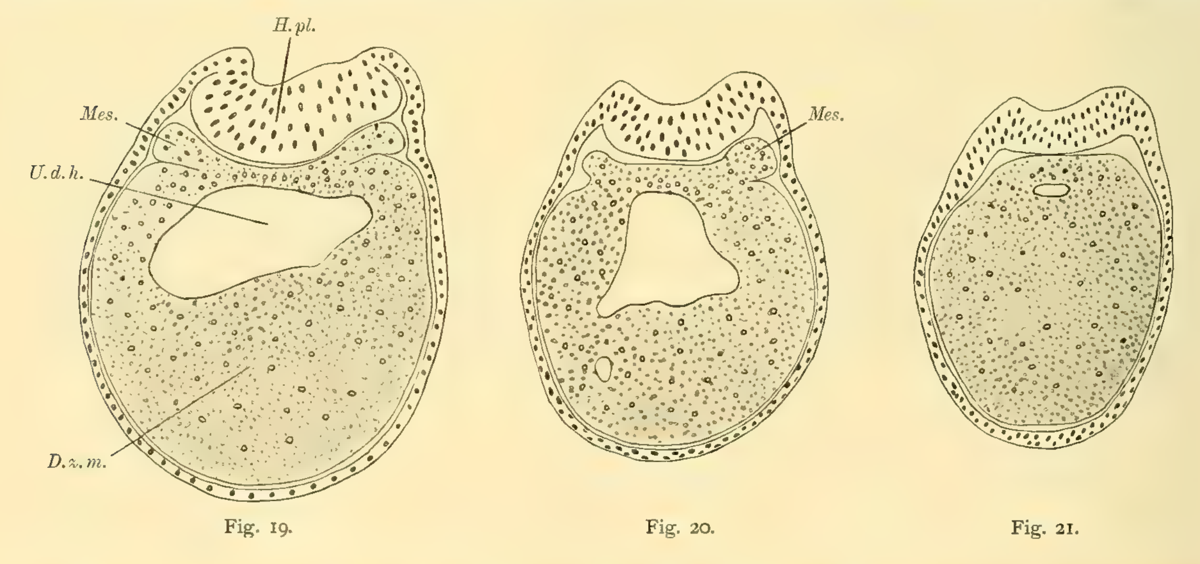


Fig. 19. Fig. 20. Fig. 21.

dieser Schicht sind geringelt eingetragen.) — Weiter nach vorn zu (Schnitt 19) werden die Mesodermflügel immer schmäler, die Ausdehnung der Urdarmhöhle nimmt in allen Dimensionen ab (Textfig. 19). Die beiden Ursprungszonen des Mesoderms weichen etwas auseinander, die zwischengelegene einschichtige Zone der Urdarmwand verbreitert sich. — Der Schnitt 20 trifft das vordere leistenförmig vortretende, etwas gewulstete Ende des linken Mesodermflügels (Textfig. 20). — Der Schnitt 21 ist durch den queren Hirnwulst gelegt (Textfig. 21) und

kappt die darunter gelegene Ausladung der Urdarmhöhle ab (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 1). Er ist durch das mesodermfreie Gebiet geführt.

Im **Stadium 24** haben sich die Medullarwülste schon nahezu in ganzer Ausdehnung einander fast bis zur Berührung genähert (vergl. SEMON, Taf. 3, Fig. 24s). An ihrem caudalen Ende weichen sie auseinander und verflachen sich zu beiden Seiten des spaltförmig verengten Urmundes. An ihrem vorderen Ende biegen sie in einander um (querer Hirnwulst). Ihr vorderer Abschnitt erscheint im Vergleiche zum übrigen, der im Radius der Eioberfläche gekrümmt ist, ein wenig abgeflacht. Am Mesodern (vergl. Taf. XLV, Fig. 3) zählen wir 7 durch segmentale Spalten von einander abgegrenzte Dorsalsegmente. Beim Vergleiche der auf Taf. XLIV, Fig. 1 und 3 abgebildeten Modelle, sowie der entsprechenden Sagittalschnitte zeigt sich, dass die erste intersegmentale Spalte des Stadiums 24 dem vorderen Ende der Mesodermflügel sowie dem queren Hirnwulste fast um eine Segmentbreite näher liegt, als im Stadium 23. Dieser Befund würde, wie ich bereits (1907) angegeben habe, dafür sprechen, dass vor der ersten segmentalen Spalte des Stadiums 23 noch eine weitere aufgetreten sei. Berücksichtigt man jedoch die nicht unerhebliche Variation in der Längenentwickelung der Embryonen, so kann der an 2 Embryonen gemachte Befund noch nicht als vollwerthiger Beweis gelten, das thatsächlich das erste nach vorn und hinten abgegrenzte Dorsalsegment des Stadiums 23 dem zweiten Segmente des Stadiums 24 entspricht. Diese Frage kann nur an einem grösseren Untersuchungsmateriale — mir standen nur 5 Embryonen aus beiden Stadien zur Verfügung — mit Sicherheit gelöst werden. — Das vorderste cranial- und caudalwärts abgegrenzte Dorsalsegment ist übrigens nicht das erste der definitiven Reihe, denn dieses grenzt sich oralwärts nicht durch eine segmentale Spalte ab und wird erst bei seiner histologischen Differenzirung, durch die Ausbildung des ersten Myotoms als solches erkennbar.

An dem (combinirten) Medianschnitt der Taf. LIX/LX, Fig 2 sind die Ränder der noch nicht mit einander vereinigten Medullarwülste noch nicht zu sehen, sondern nur der dorsomediane Wandabschnitt der Neuralplatte. Da die Erhebung der Medullarwülste eine geringe Einsenkung der letzteren bedingt, tritt der quere Hirnwulst deutlicher vor, als im Stadium 23. — Mit der Neuralplatte hat auch die Chorda an Länge zugenommen, und zwar weniger nach vorn hin, als in caudaler Richtung. Es zeigt sich also, dass die Längenentwickelung dieser Gebilde vor allem durch die Apposition von Seiten des hinteren Keimbezirkes erfolgt. Das Ende der Grenzlinie zwischen der (in der Abbildung gestrichelt angegebenen) Chorda dorsalis und dem dorsalen Entoderm entspricht der Stelle, wo die seitlichen Entodermabschnitte die Ursprungszonen der axialen Mesodermflügel unterwachsen. Von dieser Stelle an bis zum Rande der dorsalen Blastoporuslippe erscheint das Chordablastem in die dorsale Urdarmwand eingeschaltet. Am Rande der Urmundlippe geht das letztere am Medianschnitte in die Neuralplatte über. — Die Urdarmhöhle ist in ihrem mittleren Abschnitte — wohl in Folge der Zusammenschiebung der Dotterzellenmasse — erheblich eingeengt, nur ihr vorderer (Kopf-)Abschnitt ist verbreitert geblieben. Am hinteren Abschnitte der Urdarmhöhle finden wir wiederum jene seitlichen Ausladungen vor (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 1, sowie die Textfigg. 8—10), welche durch das Vortreten der seitlichen Urmundlippen bezw. die Ueberlagerung des die Dotterzellenmasse gegen die Urdarmhöhle begrenzenden Entodermfeldes entstanden sind. Jene dorsomediane Ausladung ist offenbar durch das weitere Vordringen der terminalen Appositionszone zum Verstreichen gebracht worden. Der Urmund erscheint als eine einheitliche, median gestellte, von beiden Seiten eingeengte Spalte. Am vorderen Ende der dorsalen Urdarmwand ist die innere Mundbucht aufgetreten (*e. M. b.*).

Die nachstehenden Abbildungen stellen Querschnitte durch den vorderen Abschnitt des Keimes dar, deren Ebenen in die Skizze Textfig. 28 eingetragen sind. Der Schnitt Textfig. 22 ist durch die innere Mundbucht gelegt (*i. M. b.*), die sich deutlich gegen die Umgebung abgrenzt. — Das folgende Schnittbild 23 veranschaulicht die Veränderung, die sich in der Ebene des Schnittes 20 vom Stadium 23 im Bereiche der

vorderen Commissur der Medullarwülste, des sogenannten queren Hirnwulstes vollzogen hat (Textfig. 23). Die beträchtlich vergrösserten, vorderen Abschnitte der axialen Mesodermflügel gehen zu beiden Seiten einer dorsomedianen Zone aus der Urdarmwand hervor, die an dieser Stelle etwas verdickt ist und gegen das Lumen der Urdarmhöhle vortritt. Die dorsomediane Zone wird, wie insbesondere Medianschnitte durch die leicht gewellte Decke der Urdarmhöhle lehren, von einer einschichtigen Lage hoher, prismatischer Zellen gebildet. Auch in

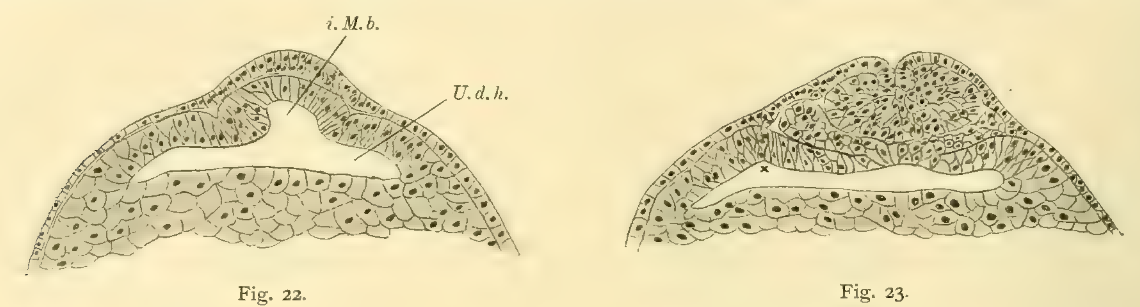


Fig. 22. Fig. 23.

der Ebene der Schnitte 24 und 19 haben die Mesodermflügel an Umfang erheblich zugenommen und erscheinen an ihren seitlichen Rändern etwas verdickt (Textfig. 24). Die Proliferation des Mesoderms hat im vorderen Abschnitte des Keimes eine Vorwölbung der dorsolateralen Urdarmwand nach innen zur Folge. Letztere erscheint daher an der inneren Oberfläche deutlich von der seitlichen Wand abgesetzt. Der so gebildeten Furche (×) entspricht an der äusseren Oberfläche des Entoderms (vergl. Taf. XLIV, Fig. 4), sowie am Ausgussmodelle der Urdarmhöhle (Taf. LIX/LX, Fig. 2) eine Vorragung (×). Auch das dicht anliegende noch einschichtige Ektoderm wird durch die vorderen Abschnitte der Mesodermflügel etwas vorgewölbt, so dass es in der Oberflächenansicht (SEMON Taf. 3, Fig. 24) den Anschein hat, als würde die durch die innere Mundbucht aufgeworfene

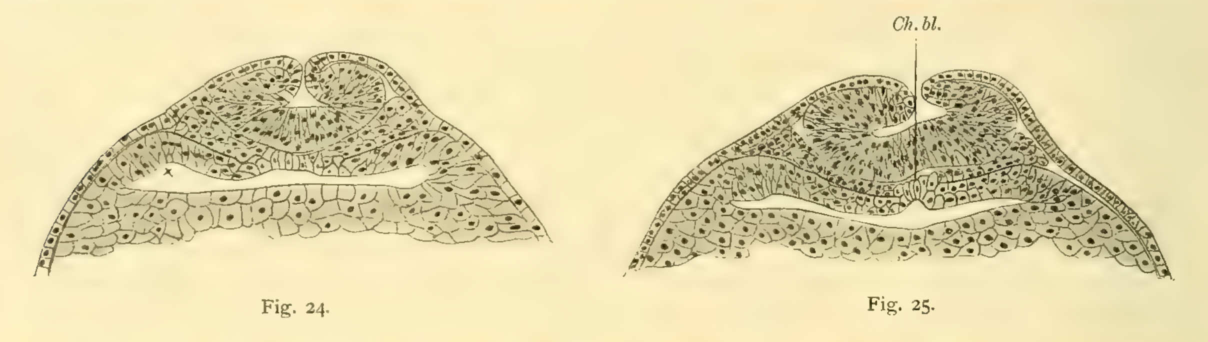


Fig. 24. Fig. 25.

Erhebung nach beiden Seiten hin verstreichen. Dort, wo dies der Fall ist, etwa in der Ebene des Schnittes 25, beginnt sich das Mesoderm seit- und ventralwärts vorzuschieben und endigt dann mit keilförmig zugeschärftem, freiem Rande. Dieser ruft eine ganz gleichmässige Abhebung des Ektoderms hervor (Textfig. 25). In dieser Region ist auch am Ektoderm von einer dorsolateralen Vorwölbung nichts zu sehen. Vergleichen wir diesen Schnitt mit dem correspondirenden Schnitte 18 vom vorhergehenden Stadium, so zeigt sich, dass die gegen das Lumen zu vorspringenden lippenförmigen Erhebungen des Entoderms der dorsalen Urdarmwand sich schon fast bis zur Berührung genähert haben, so dass es — so wie im Stadium 23 in der Ebene der Schnitte 6, 9 und 8 — zur Bildung einer dorsomedianen Rinne gekommen ist, deren Grund von einer ganz



Fig. 26.

schmalen, zwischen die Ursprungszonen des Mesoderms eingeschalteten, einschichtigen dorsomedianen Zone der Urdarmwand gebildet wird. — Bis in die Ebene dieses Schnittes reicht die vordere Ursprungszone der Mesodermflügel, der vordere Keimbezirk. In der Ebene des Schnittes 26 erscheinen die axialen Mesodermflügel vom Entoderm bereits gesondert (Textfig. 26). An der Decke der Urdarmwand ist von einer dorsomedianen Rinne nichts mehr zu sehen, es besteht daselbst eine anscheinend einheitliche, ziemlich beträchtliche Verdickung der Urdarmwand, an welcher sich bereits die von beiden Seiten vorgreifende Abgrenzung eines dorsalen grösseren Zellcomplexes bemerkbar macht. Die Abschnürung erscheint im folgenden Schnitte 27, welcher mit den Schnitten 6, 7 und 9 zu vergleichen wäre, bereits vollzogen (Textfig. 27). Es ist zur Isolirung eines zwischen der Neuralplatte und dem Entoderm gelegenen stabförmigen Zellcomplexes, der Chorda dorsalis, gekommen, welchem zu beiden Seiten die Mesodermflügel anliegen (Textfig. 28).

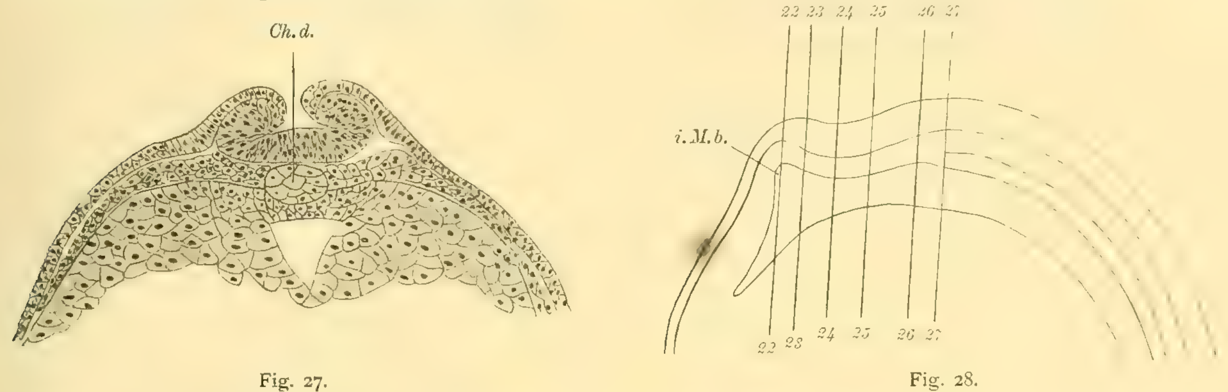


Fig. 27. Fig. 28.

Das **Stadium 25** ist durch die beginnende Verschmelzung der Medullarwülste charakterisirt, welcher Vorgang im Bereiche der Hirnplatte einsetzt und allmählich caudalwärts fortschreitet (vergl. SEMON, Taf. 3, Fig. 25 *o*). Das vordere Ende des so entstandenen Neuralrohres wird von einem hufeisenförmig gekrümmten Wulste umsäumt, der gegen das segmentirte Gebiet hin verstreicht. Die Nahtstelle des Medullarrohres ist an der äusseren Oberfläche des Keimes durch eine mediane Furche gekennzeichnet, die sich caudalwärts, gegen den Urmund hin verbreitert. In dieser Region liegt der zuletzt apponirte Abschnitt der Neuralplatte noch frei. Die Medullarwülste sind erst in Erhebung begriffen (vergl. SEMON, Taf. 3, Fig. 25).

Nach Entfernung des Ektoderms zeigt sich an dem auf Taf. XLIV, Fig. 5 abgebildeten Modelle, dass die innere, entodermale Mundbucht das vordere Ende des Neuralrohres ein wenig überragt. Die verschmälerten vorderen Abschnitte der axialen Mesodermflügel reichen nun zu beiden Seiten so weit vor, wie das Neuralrohr in der Mitte. Diese vorderen Abschnitte des Mesodermflügels werfen nun mit der inneren Mundbucht jene hufeisenförmig gebogene Wulst auf, welche die Hirnanlage umsäumt. An den dorsalen Abschnitten der Mesodermflügel sind nunmehr 10 Dorsalsegmente von einander gesondert. Ungefähr an der Stelle, wo sich die vorderen Abschnitte der Mesodermflügel zu verbreitern beginnen, wölbt sich unter ihnen eine leistenförmige Ausladung des Urdarmes vor, die Anlage der ersten Schlundtasche (vergl. Taf. XLIV, Fig. 6 *I. Schl. t.*). Letztere erscheint caudalwärts und seitlich deutlich abgesetzt, nach vorn verstreicht sie allmählich. Die vordere, langgestreckte Ursprungszone des Mesoderms wird in der Seitenansicht durch diese Schlundtasche zum Teil verdeckt und reicht nach vorn bis an die Wand der inneren Mundbucht. — Die caudale Ursprungszone ist auf Taf. LVII/LVIII, Fig. 5 dargestellt und erstreckt sich über den ganzen seitlichen und ventrolateralen Rand des Urmundes. Dieser peristomale Theil der Mesodermursprungszone geht ohne Grenze in den zu beiden Seiten des Chordablastems gelegenen axialen Abschnitt derselben über. — Die Dotterzellenmasse liegt an der Ventralseite des Keimes noch in grosser Ausdehnung dem Ektoderm unmittelbar an.

Wir wenden uns nun der Betrachtung einiger Querschnitte zu, die durch die vorderen (Schnittbilder 29—33) und hinteren Mesodermursprungszonen (36—39) geführt sind. — Vorn erstrecken sich die Mesodermkeime, wie bereits erwähnt, auf die Wand der inneren Mundbucht (Textfig. 29). Sie haben sich durch intussusceptionelles Wachsthum zugleich mit den übrigen Componenten des vorderen dorsalen Keimbezirkes nach vorn verlängert.



Fig. 29. Fig. 30.

Die vordersten Abschnitte der axialen Mesodermflügel sind noch schmal und wölben das Ektoderm ein wenig vor. — Auf einem durch den vorderen Abschnitt des Hirnrohres gelegten Querschnitte (Textfig. 30) erscheinen die beiden Ursprungszonen des Mesoderms — wie im Schnitte 24 vom Stadium 24 — durch jene einschichtige epitheliale dorsomediane Zone der Urdarmwand, das Chordablastem, gesondert. Von den benachbarten dorsolateralen Abschnitten der Urdarmwand sind sie durch lippenförmig vortretende Erhebungen der letzteren abgegrenzt, deren Auftreten ebenso wie im Schnitte 18 auf die beginnende Unterwachsung der Mesodermkeime

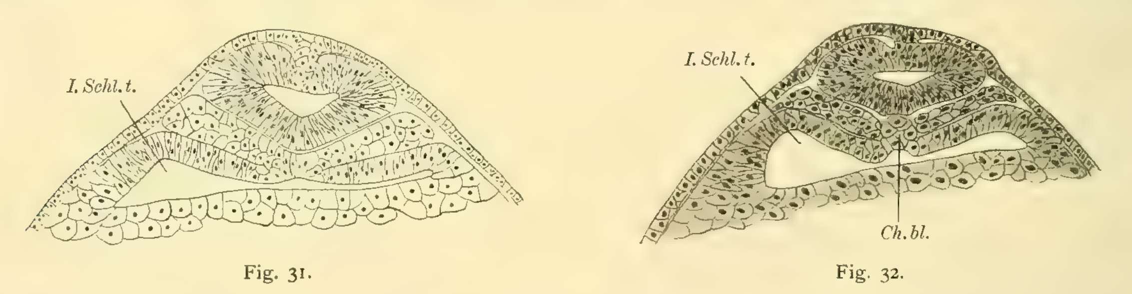


Fig. 31. Fig. 32.

durch das seitlich benachbarte Entoderm schliessen lässt. Caudalwärts (Textfig. 31) convergiren die durch diese Vorsprünge erzeugten Rinnen und laufen in eine leichte dorsomediane Einsenkung aus. In demselben Maasse wird auch jene dorsomediane Zone der Urdarmwand immer schmäler. Auch die beiden Mesodermursprungszonen rücken näher an einander. Die Unterwachsung der Mesodermkeime und des Chordablastems macht also rege Fortschritte. In der Ebene des Schnittes 32 erscheinen die axialen Mesodermflügel von der Urdarmwand bereits abgeschnürt (Textfig. 32). So kommt in der Ebene des Schnittes 25 vom Stadium 24 ein Verhalten zu Stande, welches im Stadium 24 erst in der segmentirten Region Platz gegriffen hat. — Die Schnitte 32 und 33 zeigen besonders deutlich, wie nach erfolgter Ablösung des Mesoderms das dorsomediane Chordablastem mit dem seitlich angrenzenden Entoderm eine niedrige an ihrem Grunde verdickte Falte bildet (Textfig. 33), die sogenannte

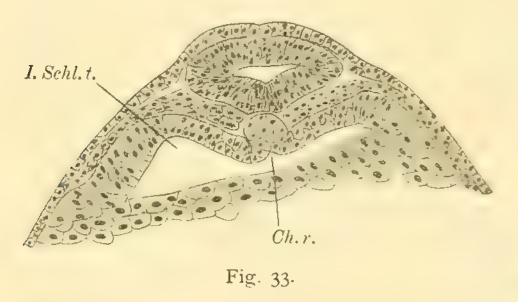


Fig. 33.

Chordarinne (*Ch. r.*). Diese Rinne wird durch die medialwärts gerichtete Bewegung ihrer beiden Blätter — der Umschlagsstelle des Chordablastems in das Entoderm — allmählich geschlossen (Textfig. 34). Auf diese Weise wird also das Chordablastem von dem benachbarten Entoderm unterwachsen und von der Begrenzung

der Urdarmhöhle ausgeschaltet. Alsdann beginnt es sich in der bereits oben geschilderten Weise von der Darmwand zu isoliren und zum Chordastrange umzubilden. — Bei der Untersuchung der Querschnitte 32 und 33, die durch die caudale Hälfte des erweiterten, vorderen (zum Teil Kopf-)Abschnittes der Urdarmhöhle gelegt sind, zeigt sich ferner, dass die Decke der letzteren unter den sie bedeckenden Mesodermflügeln dorsolateralwärts ausladet — an einer Stelle, wo im vorhergehenden Stadium (vergl. Schnitt 25, 26) keine Erhebung vorhanden war. Diese Ausladungen sind die ersten Anlagen der **hyomandibularen Schlundtaschen**. Sie verdecken in der Seitenansicht das Chordablastem.

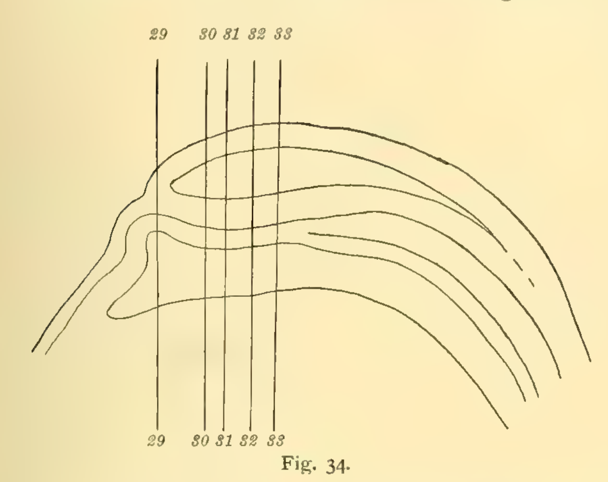
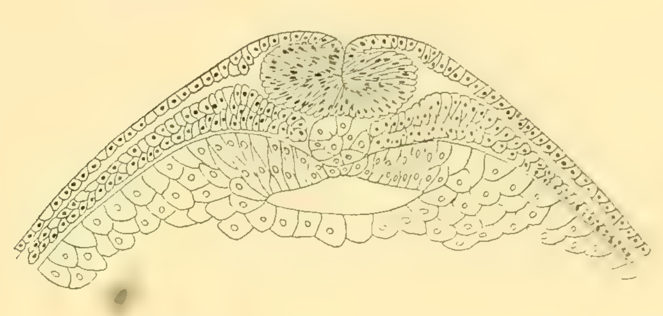
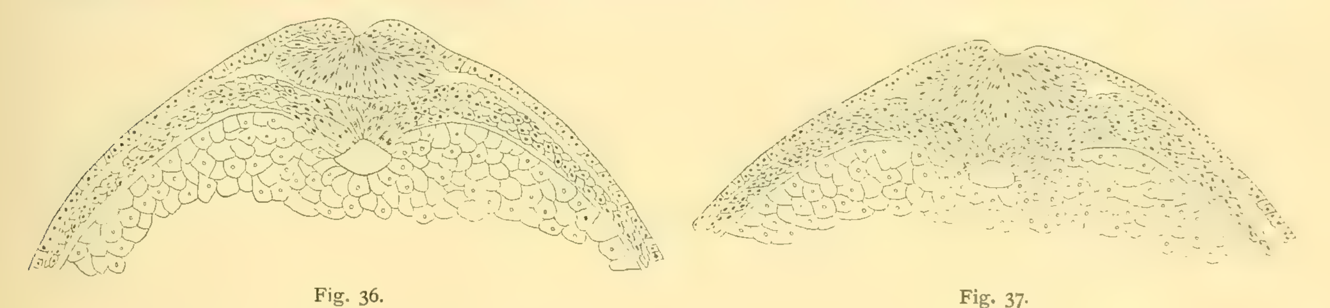


Fig. 34.


Fig. 35.

Das Neural- bezw. Hirnrohr besitzt ein quergestelltes, spaltförmiges Lumen, welches gegen die Mitte des Keimes immer enger wird und endlich vollkommen verschwindet (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 3). Dieses Verhalten ist dadurch zu Stande gekommen, dass sich die Medullarwülste nicht nur mit ihren freien Rändern, sondern an ihrer ganzen Oberfläche dicht aneinander gelegt haben. Wie Querschnitte durch die mittlere Region des Keimes deutlich erkennen lassen (Textfig. 35), berühren sich die oberflachlichen Zellen der beiden Hälften im Bereiche einer feinen medianen Grenzlinie mit ihren freien Flächen — ein Verhalten, welches an Medianschnitten aus begreiflichen Gründen nicht zu constatiren ist. Gegen die Berührungsfläche senkt sich eine in der Fortsetzung der Medullarnaht gelegene Rinne spitzwinklig ein. Die Chorda und die axialen Mesodermflügel sind in diesem Gebiete schon längst vom Entoderm unterwachsen und isolirt. — Caudalwärts wird die Berührungsfläche immer schmäler, die Bodenschichte der Medullarplatte höher und die mediane Rinne an der äusseren


Fig. 36. Fig. 37.

Oberfläche flacher. In der Ebene des Schnittes 36 erscheinen die Medullarwülste noch nicht mit einander vereinigt (Textfig. 36); in den folgenden Schnitten sind sie erst in Erhebung begriffen. — Die Bildung des Neuralrohres erfolgt demnach in dieser Region insofern etwas atypisch, als sich die Medullarwülste nicht frei erheben und mit ihren Randabschnitten verwachsen, sondern ihr Zellmaterial sich gewissermaassen entlang der Oberfläche der Medullarplatte gegen die Medianebene bewegt, woselbst es sich unter Bildung einer medianen Grenzebene zusammenschiebt. — Im Schnitte 36 sind bereits die hinteren Ursprungszonen des axialen Mesoderms, die Meso-

dermkeime der hinteren Appositionszone getroffen, die zu beiden Seiten des Chordablastems gelegen sind. Zwischen den axialen Mesodermflügeln und den sich erhebenden Medullarwülsten tritt nach innen eine leistenförmige Verdickung des noch nicht in zwei Schichten gesonderten Ektoderms vor, dem keine weitere Bedeutung zukommt. Sie ist in formaler Anpassung entstanden. — Der Schnitt 37 trifft bereits die dorsale Urmundlippe. Das Chordablastem geht ohne Grenze in die Neuralplatte über, die beiderseits von den axialen Mesodermflügeln durch tief eingreifende Spalten gesondert erscheint (Textfig. 37). Das Lumen des Urdarmes ist nun erheblich eingeengt (vergl. auch Taf. LIX/LX, Fig. 3) und zeigt einen dreieckigen Querschnitt. — Der Schnitt der Fig. 38 ist nahe dem freien Rande der dorsalen Urmundlippe geführt, welcher jenen terminalen Keimbezirk begrenzt, der das Neuralrohr, die Chorda und die axialen Mesodermflügel nach vorn zu apponirt. Eine präcise Sonderung der einzelnen Componenten dieses Keimes für die Axengebilde des Rumpfes ist unmöglich (Textfig. 38). Es lässt sich nur sagen, dass die Bildungsstätte für die Neuralplatte dorsal, das Chordablastem ventral und die axialen Mesodermursprungszonen zu deren beiden Seiten gelegen sind. Letztere gehen am Schnitte ohne Grenze in die seitliche Darmwand über, das Entoderm im engeren Sinne, welches gleichfalls von dieser Region aus nach vorn zu apponirt wird. — Ein Schnitt durch die ventrolateralen Abschnitte des Urmundes ist in der Textfig. 39 dargestellt. Die einander zugekehrten Zellterritorien repräsentiren die Ursprungszonen für das peristomale Mesoderm, den peristomalen Mesodermkeim (*p. Mes. K.*). Das keilförmig begrenzte peristomale Mesoderm breitet sich von hier an der Oberfläche der Dotterzellenmasse nach den beiden Seiten

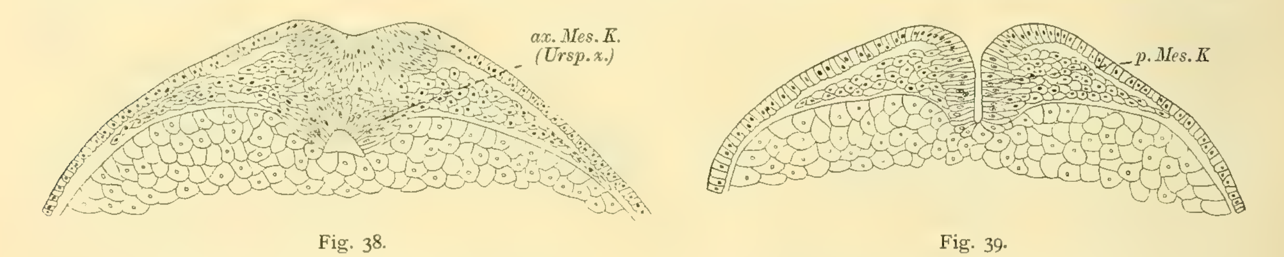


Fig. 38. Fig. 39.

hin aus. Der Grund der rinnenförmigen Einsenkung wird vom Entodermfeld der Dotterzellenmassen gebildet. Ebenso wie am Schnitte 38 vermissen wir jene seitlichen Ausladungen des Lumens, welche die Schnitte 9 und 10 vom Stadium 24 aufweisen. Auch am Ausgussmodell Taf. LIX/LX, Fig. 3 ist von solchen Ausladungen nichts mehr zu sehen. Bei der Wanderung der dorsalen Urmundlippen, bezw. der ganzen Urmundregion und der dadurch bedingten Anstauung des Zellmaterials sind diese Ausladungen zum Verschwinden gebracht worden.

Die Ausdehnung des ventralen, unterhalb der inneren Mundbucht gelegenen Abschnittes der Urdarmhöhle ist beträchtlichen individuellen Schwankungen unterworfen. Ein geradezu excessives Verhalten war bei dem Embryo vorhanden, von welchem das auf Taf. LIX/LX, Fig. 3 abgebildete Ausgussmodell der Urdarmhöhle stammt. In diesem Falle erstreckt sich die Urdarmhöhle fast über die ganze Ventralseite des Embryos, zahlreiche zum Theil einander entgegenstrebende Divertikel greifen in die Dotterzellenmasse ein. — Meist ist die Urdarmhöhle asymmetrisch gestaltet.

Die Art und Weise, wie der t e r m i n a l e K e i m b e z i r k der dorsalen Urdarmlippe nach vorn die Axengebilde des Rumpfes apponirt, unterscheidet sich nun sehr deutlich von der Art, wie diese Gebilde (Neuralrohr, Chorda, axiales Mesoderm) im Bereiche des v o r d e r e n d o r s a l e n K e i m b e z i r k e s verlängert werden. Die dorsale Urmundlippe ist ein Proliferationscentrum, welches den Keim für sämmtliche Axengebilde repräsentirt. In der vorderen Wachsthumszone, die gewissermaassen einen Spross dieses terminalen Keimbezirkes darstellt, ist ein derartiges Centrum nicht vorhanden. Die Urdarmwand entfaltet sich mit ihren Componenten — dem Chorda-

blastem und den axialen Ursprungszonen der Mesodermflügel — bis zu einem gewissen Grade selbständig und ohne unmittelbaren Zusammenhang mit dem Ektoderm der Neuralplatte. Immerhin haben diese beiden Componenten des dorsalen Keimbezirkes wenigstens bisher mit einander gleichen Schritt gehalten. Hier herrscht intussusceptionelles Wachsthum vor. Auf diese Weise kommt die innere Mundbucht und die gleichzeitige Verlängerung der Mesodermursprungszonen nach vorn zu Stande. Es lässt sich keine Stelle angeben, wo, wie z. B. an der dorsalen Urmundlippe, das Wachsthum besonders rege wäre, es schreitet vielmehr an den beiden primären Keimblättern des Vorderkopfes nahezu gleichmässig fort. Der stete Nachschub des Mesoderms von Seiten der proliferirenden axialen Ursprungszonen erfolgt auf appositionellem Wege, aber die Urdarmwand als solche, sowie die Neuralplatte bezw. das Neuralrohr wachsen intussusceptionell in die Länge. Zwischen beiden bestehen gewisse correlative Beziehungen, die in den späteren Stadien noch deutlicher in Erscheinung treten werden. — Die Längenentwickelung des Vorderkopfes, insbesondere seiner Urdarmwand kann im vorliegenden Stadium relativ als beendigt angesehen werden. In der Folge werden die Mesodermflügel nach beendeter Appositionsthätigkeit ihrer Ursprungszonen sammt diesen aus dem Verbande des Entoderms austreten, vom Entoderm successive unterwachsen werden. Dieser Vorgang schreitet in caudocranialer Richtung fort, so dass — ebenso wie beim *Amphioxus* — das vordere Ende des Mesoderms zuletzt isolirt wird. — Die Entwickelung des Vorderkopfes schlägt also schon frühzeitig andere Bahnen ein, als das terminale caudale Längenwachsthum des Körpers, und erfolgt selbständig, unabhängig vom letzteren. Durch intussusceptionelles Wachsthum der beiden Hauptcomponenten des vorderen, dorsalen Keimbezirkes — der Urdarmwand mit dem Chordablastem und den axialen Mesodermursprungszonen sowie der ektodermalen Neuralplatte wird ein beim *Amphioxus* in der ersten Anlage befindlicher und einseitig specialisirter Körperabschnitt zu selbständiger und eigenartiger Entfaltung gebracht.

Die im Vorstehenden mitgetheilten Befunde, welche an der Auslese einer grösseren Anzahl eigens zum Studium dieser Verhältnisse neu angefertigter Schnittserien erhoben wurden, weichen in einem Punkte von der SEMON'schen Darstellung der Entwickelung des Mesoderms (SEMON, 1901) ab.

Nach SEMON's Darstellung soll die ganze, von der dorsalen Urmundlippe ins Innere des Eies vorgewachsene, invaginirte dorsale Urdarmwand — der dorsalen Platte LWOFF's entsprechend — in toto zur Bildung des Mesoderms und der Chorda aufgebraucht und das Epithel der dorsalen Darmwand dadurch gebildet werden, dass die ursprüngliche Decke der Urdarmwand von beiden Seiten her unterwachsen wird. Da sich die erste Anlage des Mesoderms in den Stadien bis 20 abspielt, so kann ich aus dem oben erwähnten Grunde diese Verhältnisse nicht durch thatsächliche Befunde illustriren. Die Kenntniss der entsprechenden Entwickelungsvorgänge am Urodelenei sowie die Untersuchung der ersten Anlage des Mesoderms an den beiden dorsalen Keimbezirken der *Ceratodus*-Gastrula ermöglichten es mir aber immerhin, zu einer Klärung dieser principiell sehr wichtigen Frage beizutragen. In der Deutung des von SEMON auf Taf. 33, Fig. 22 abgebildeten Querschnittes stimme ich mit SEMON vollkommen überein. Es liegt ein Schnitt durch die Mitte eines jungen zweischichtigen *Ceratodus*-Keimes vor, dessen inneres Keimblatt zu beiden Seiten des Bodens der Urdarmhöhle ohne Grenze in die Dotterzellenmasse bezw. deren Entodermfeld übergeht. Der Schnitt trifft jenen Entodermabschnitt, der später die epitheliale vordere und ventrale Wand des Kiemen- und Vorderdarmes bildet. Wie SEMON richtig hervorhebt, wird die Decke der Urdarmhöhle von der „durch Einwucherung entstandenen dorsalen Urdarmwand" gebildet und erscheint zunächst völlig einheitlich (p. 324). Genau dieselben Bilder bieten *Triton*-Keime von derselben Entwickelungsstufe dar. Mit diesem Querschnitt vergleicht SEMON einen zweiten (Taf. 33, Fig. 27), der uns bereits vor eine vollzogene Thatsache stellt. Auch bei *Triton* zeigt sich an der correspondirenden Stelle dieselbe Anordnung der Schichten, nur mit dem einen Unterschiede, dass die Begrenzung der Urdarmhöhle allenthalben von einer continuirlichen Zellschichte

gebildet wird, von welcher zu beiden Seiten einer dorsomedianen epithelialen Zone die axialen Mesodermflügel hervorsprossen und sich nach den beiden Seiten hin mit freien, keilförmig zugeschärften Rändern ausbreiten. An *Ceratodus*-Keimen aus den Stadien 21—25 bieten sich speciell im Bereiche des vorderen dorsalen Keimbezirkes (vergl. Schnittb. 24, 30) ganz ähnliche Bilder dar. In dieser Region konnten wir — ebenso wie am hinteren Keimbezirke (vergl. Schnittb. 20—16, 23—25, 29—33, 38—36) das Hervorsprossen der Mesodermflügel aus der dorsalen Urdarmwand deutlich verfolgen. Sollte nun dieser fundamentale Process in dem zuerst auftretenden, anfangs eng umgrenzten und einheitlichen dorsalen Keimbezirke in anderer Weise erfolgen, als in den von diesem unmittelbar abstammenden, gewissermaassen seine Thätigkeit fortsetzenden vorderen und hinteren Abschnitten? — Es wurde bereits oben erwähnt, dass die Elemente der Dotterzellenmasse sich durch ihre Grösse und plumpe Gestalt, sowie durch den Umfang der in ihnen enthaltenen Dotterpartikelchen von den Epithelzellen der dorsalen und seitlichen Urdarmwand unterscheiden und in späteren Stadien ziemlich unmittelbar in die letzteren übergehen. Diese Stelle bietet einen locus minoris resistentiae dar, an welchen an den brüchigen Objecten nicht selten Einrisse und kleine Spalten entstehen. Dadurch kann eine Unterbrechung der die Urdarmhöhle auskleidenden Zellschichte vorgetäuscht werden. Ich habe sowohl bei *Triton*- wie an *Ceratodus*-Keimen zahlreiche Stellen vorgefunden, die ganz dieselben Verhältnisse darboten, wie die von SEMON abgebildeten Schnitte, dazwischen und an schönen Serien fast ausnahmslos aber die von mir dargestellten Verhältnisse, die ich für die natürlichen Zustände halte. — Der von SEMON geschilderte Unterwachsungsprocess besteht an der dorsalen Urdarmwand entschieden zu Recht. Man kann hierfür keine bessere Ausdrucksweise finden, als sie SEMON gebrauchte: „Durch die Ausschaltung der Zellschichte, die bisher die dorsale Decke des Hohlraumes gebildet hat, aus seiner Begrenzung ist somit aus dem Urdarm der bleibende Darm geworden" (p. 324). Damit hat SEMON den Moment treffend gekennzeichnet, bis zu welchem man in dieser Region von einer Urdarmwand sprechen darf. Die Divergenz unserer Anschauungen betrifft nur die Ausdehnung dieses Processes. Meine Befunde zeigen, dass derselbe nur auf die axialen, in die dorsale Urdarmwand eingeschalteten Mesodermkeime und das zwischengelegene Chordablastem beschränkt ist, die Mesodermflügel als solche aber nicht unterwachsen werden. Die letzteren breiten sich vielmehr frei zwischen dem Ektoderm und der seitlichen Urdarmwand bezw. der Dotterzellenmasse lateralwärts aus. — So erscheint also ein äusserer Grund als Ursache meiner Meinungsverschiedenheit mit jenem hochverdienten Forscher, dessen Umsicht und Sorgfalt wir das kostbare Untersuchungsmaterial zu danken haben.

Es wurde bereits oben darauf hingewiesen, dass die Bildung des axialen Mesoderms bei *Triton* in ganz ähnlicher Weise erfolgt wie bei *Ceratodus*. Meine Befunde bestätigen die Untersuchungen von HERTWIG (1883) und SCHWINK (1889), welche aber die Entstehung des Mesoderms im Kopfgebiete nicht eingehender berücksichtigten, in allen wesentlichen Punkten. Ich finde in den Angaben HERTWIG's und SCHWINK's nur die eine Thatsache zu wenig hervorgehoben, dass auch im vorderen Körpergebiete durch geraume Zeit hindurch eine mesodermbildende Zone der Urdarmwand in Thätigkeit ist, die Bildung des Mesoderms also nicht nur in caudaler Richtung fortschreitet. In letzter Linie stammt ja auch die craniale Mesodermursprungszone von der dorsalen Urmundlippe ab, sie erscheint gewissermaassen als ein selbständig gewordener Abschnitt der letzteren. — Das Ektoderm weist keinerlei Beziehungen zur Mesodermbildung auf. Es existirt weder ein Primitivstreif im Sinne JOHNSON's (1884) noch SCHULTZE's (1889). Ueber die Auffassung, welche sich BRACHET (1902, 1907) und RUFFINI (1907) auf Grund ihrer Untersuchungen an Anuren gebildet haben, will ich mich an anderer Stelle äussern, da meine eigenen diesbezüglichen Untersuchungen noch nicht zum Abschlusse gebracht sind. — Den Ausführungen LWOFF's (1894) möchte ich auf Grund meiner an *Triton* erhobenen Befunde das eine entgegenhalten, dass die Urdarmhöhle stets ausschliesslich von der invaginirten Urdarmwand begrenzt wird. Es wäre geradezu eine Absurdität, behaupten zu wollen, dass bei dieser Form die Invaginationshöhle nicht die erste

Anlage der Urdarmhöhle wäre, sondern nur eine Grenzspalte zwischen der sich nach vorn bewegenden ektodermalen dorsalen Platte und der darunter liegenden passiven Entodermmasse, in welcher erst später durch ein Auseinanderweichen der Zellen die Höhle entstehen soll. Ich hatte zwar keine Gelegenheit, diese Verhältnisse an *Siredon* zu untersuchen, kann aber unmöglich annehmen, dass in einem so fundamentalen Vorgange zwischen den beiden Urodelenformen so tiefgreifende Unterschiede bestehen sollten. Uebrigens steht mit der vorhin citirten Angabe (p. 126) eine weitere Bemerkung (p. 127) im Widerspruche, nach welcher nur die seitlichen Theile der dorsalen Platte in der Bildung des Mesoderms aufgehen und von den Entodermzellen unterwachsen werden, während der mittlere Theil der Platte, aus welchem die Chorda hervorgeht, von diesen Zellen nicht unterwachsen wird, und darum an der Begrenzung der (Urdarm-)Höhle Antheil nimmt. — Die Angabe, dass die primäre dorsale Urdarmwand (die dorsale Platte) sich erst secundär in diese Gebilde (Chorda und Mesodermflügel), sondern soll, steht mit meinen Befunden an *Triton* und an einigen *Siredon*-Keimen in directem Widerspruche. Auch bei dieser Form erfolgt die paarige, bilateral-symmetrische Anlage der Mesodermflügel in ganz ähnlicher Weise, wie bei *Ceratodus* und bis zu einem gewissen Grade unabhängig von der Bildung der Chorda. — Was die Stellungnahme LWOFF's gegen RABL's (1897) Bezeichnungen: gastraler und peristomaler Mesoblast anbelangt, so erscheint mir dieselbe völlig unberechtigt. Bei *Ceratodus* lässt sich ebenso wie bei *Triton* ein aus der anfänglich indifferenten dorsalen Urdarmwand hervorsprossender, vorderer, gastraler (axialer) Abschnitt des Mesoderms von einem unmittelbar anschliessenden hinteren Abschnitte unterscheiden, welcher während der ganzen Entwickelung direct aus dem Blastoporusrande seinen Ursprung nimmt und daher sehr treffend als peristomaler Mesoblast bezeichnet werden kann. Die Unterscheidung berücksichtigt also vor allem die topischen Verhältnisse. Die axialen Mesodermkeime grenzen mit ihrer distalen Schmalseite an den Blastoporusrand, der peristomale Mesodermkeim liegt in dem letzteren.

Auch die von Miss PLATT (1894) gegebenen Abbildungen von Querschnitten durch *Necturus*-Embryonen lassen in mancher Hinsicht Vergleiche mit dem bei *Ceratodus* erhobenen Befunde zu, wenngleich ich der Deutung, die diesen Bildern gegeben worden ist, nicht in jeder Beziehung folgen kann. Als einen ganz charakteristischen Schnitt möchte ich den auf Taf. 37, Fig. 2 abgebildeten bezeichnen, der hinsichtlich der ersten Anlage der Chorda dorsalis ganz ähnliche Verhältnisse darbietet wie meine Textfig. 8. Dagegen lässt in den Figg. 1, 3, 5 und 6 dieser Tafel die ganze Anordnung der Mesodermzellen auf eine nicht ganz einwandfreie Beschaffenheit der Präparate schliessen; solche Bilder kommen insbesondere dann zu Stande, wenn die Objekte zu lange in heissem Paraffin gelegen waren. Es können daher diese Abbildungen zum Vergleiche mit den bei *Ceratodus* bestehenden Verhältnissen nicht herangezogen werden. Ich möchte daher die Angabe der Miss PLATT, dass die Mesentodermzellen in situ aus der dorsalen Urdarmwand auswandern und sich erst später in zwei Schichten anordnen (p. 914, 916), mit einiger Reserve aufnehmen. Auch jene, im Schnittbilde 6, Taf. 37 dargestellte, asymmetrisch gelegene Vertiefung in der ventralen Hirnwand ist sicher als ein Artefact zu betrachten, welches mit der Einkrümmung des Hirnrohres nichts zu thun hat. Ich habe solche, nicht ganz einwandfreie Stellen auch bei *Triton*-Embryonen zu sehen bekommen, deren Conservirungszustand zu wünschen übrig liess.

Bei der Entscheidung der oben (p. 676) angeregten Frage, nach welcher Richtung die Längenentwickelung des Keimes erfolgt, kommt in erster Linie die Beobachtung des in der sogenannten PFLÜGER'schen (1883) Zwangslage sich entwickelnden Keimes in Betracht, welche, wie ROUX (1887) bemerkt, „das Ei von allen Versuchen am wenigsten in abnorme Verhältnisse bringt". In der durch ungenügende Quellung der Gallerthüllen hergestellten Zwangslage wird das Drehungsvermögen des Eies derart behindert, dass es den durch die Wachsthumsvorgänge und Materialverlagerungen im Innern bedingten Veränderungen des Schwerpunktes bezw. der Gleichgewichtslage nicht folgen kann und daher in seiner ursprünglichen Stellung fixirt erscheint. An solchen Eiern lassen sich nun die Lageveränderungen der dorsalen Urmundlippe deutlich verfolgen. Es zeigt

sich bei *Rana* (ROUX, 1887, p. 348; 1888, p. 409), „dass der Urmund, wie auch sonst dicht unterhalb des Eiäquators angelegt wird, indem ein zuerst ganz schmaler, dann breiterer hyperbolisch gestalteter und weiterhin hufeisenförmiger schwarzer Saum entsteht, ferner dass dieser schwarze Saum mehr und mehr nach unten, auf die weisse Hemisphäre übergreift, dann durch Vereinigung der seitlichen Enden seiner Schenkel zu einem anfangs weiten schwarzen Ringe sich zusammenschliesst, welcher mehr auf der der Anlagestelle des Urmundes entgegengesetzten Hälfte der Unterseite des Eies sich befindet und innerhalb dessen der noch nicht bedeckte Rest der weissen Hemisphäre (Dotterpfropf) sichtbar ist. Dieser Ring verengt sich mehr und mehr von der Seite der ersten Urmundanlage her, so dass schliesslich bloss ein kleines Loch übrig bleibt, welches der Stelle der ersten Urmundanlage fast entgegengesetzt situirt ist. — In dieser so gebildeten, an ihrer Aussenfläche schwarzen „Dorsalplatte", welche gegen den Boden des Gefässes gewendet ist, und auf dem Durchschnitte sich zunächst nur aus einer äusseren und inneren Schichte gebildet erweist, entstehen dann die beiden Medullarwülste in ihrer ganzen Lage und sind stets so orientirt, dass der quere Hirnwulst etwa an der Stelle der ersten Anlage des Urmundsaumes entspricht, während das hintere Ende der Medullarwülste neben der Stelle des letzten Restes des Urmundes gelegen ist". PFLÜGER (1883) fasst seine klassischen Darlegungen in den Satz zusammen: „Die Oeffnung RUSCONI's läuft nach ihrer Entstehung von einer Stelle des Eiäquators auf dem Eimeridian nach der gegenüberliegenden Stelle des Aequators durch die nach abwärts gekehrte weisse Hemisphäre, ohne dass die Axe des Eies sich bewegt. Der Bogen, den die Oeffnung RUSCONI's beschreibt, ist nun allerdings nicht gleich 180°, weil sie ja stets in der äussersten Entfernung von dem unteren Pole doch von dem Aequator etwas entfernt bleibt. Der durchlaufene Bogen beträgt aber sicher mehr als einen Rechten. Uebrigens ist er nicht bei allen Eiern gleich gross" (p. 38). BORN (1893) konnte diese Beobachtungen an axial comprimirten Froscheiern bestätigen. „Der Urmund tritt an der Unterseite, in der Nähe des Randes der kreisförmigen Platte auf. Ist er geschlossen, so liegt er wieder dicht am Rande der Unterseite — jedenfalls seiner ersten Bildungsstätte gerade gegenüber, — Die Rückenwülste treten auf der Unterseite auf und bleiben auf derselben, auch wenn das Ei schon länglich zu werden beginnt. Es liegt dann der geschlossene Urmund an dem einen Ende der Unterseite, mitunter etwas auf die Oberseite hinaufragend, ebenso wie die quere Kopfplatte der Medullarwülste sich am entgegengesetzten Ende bis auf die obere Seite hinaufzieht. Der Bauch ist nach oben gewendet" (p. 615).

Auf eine andere Weise, durch Einschnürung des Eies in der ersten Furche, haben HERTWIG (1893), V. EBNER (1893), SPEMANN (1901, 1902) u. A. die Eier von *Triton taeniatus* in Zwangslage gesetzt. Die erste Furche ist, wie insbesondere SPEMANN an einem umfassenden Versuchsmateriale feststellen konnte, bei *Triton taeniatus* in der Regel senkrecht auf die zukünftige Medianebene, frontal eingestellt. Die Ligatur geht also beim Beginne der Gastrulation quer durch das Entodermfeld des vegetativen Poles. Die dorsale Lippe kommt auf der einen, die ventrale auf der anderen Seite der Ligatur zur Anlage. Die Gastrula wird durch eine mässige Einschnürung in dieser Stellung festgehalten und daran verhindert, bei der nun folgenden Umlagerung der Dotterzellenmasse sich emporzudrehen [1]). Wie SPEMANN für *Triton taeniatus* ausführlich geschildert und durch

1) Ich habe an *Triton alpestris* solche Versuche angestellt und kann auch für diese Species angeben, dass die erste Furchungsebene in der Regel senkrecht auf die Medianebene, frontal eingestellt ist. Hinsichtlich der Methode möchte ich folgendes bemerken. Mir schien es nicht unbedingt nothwendig, die äussere Klebschichte, die bei der Fixirung des Eies gute Dienste leistet, zu entfernen. Bei entsprechend intensiver Beleuchtung kann man auch durch sie hindurch die bekannten Vorgänge der Gastrulation und der Erhebung der Medullarwülste an der Oberfläche des Keimes ganz gut verfolgen. Die auf natürlichem Wege befruchteten und auf Grashalme abgelegten Eier wurden zur Hälfte von ihrer Unterlage abgelöst und das betreffende Stück des Grashalmes abgeschnitten. Das andere in Verbindung mit dem Eie belassene Stück des Halmes wurde mittelst eines Stafives auf dem Boden einer Glasschale angedrückt. Bei den auf diese Weise fixirten Eiern war es nun verhältnissmässig leicht und mit wenig Zeitaufwand verbunden, mittelst zweier Epilationspincetten die Schlinge eines Frauen- oder Kinderhaares um die gerade am animalen Pole einscheidende erste Furche zu legen. Die Eier wurden dann in einer den natürlichen Verhältnissen annähernd entsprechenden Stellung durch auf die Halmstücke gelegte Glasringe fixirt. Es hat sich gezeigt, dass der normale Gang der Entwickelung durch diese Manipulationen nicht wesentlich beeinflusst wurde und doch durch die — wenn auch nicht gerade unbedingte — Aufhebung der Drehfähigkeit eine ziemlich verlässliche Orientirung ermöglicht wurde.

zahlreiche Skizzen veranschaulicht hat, zeigt sich 4 Stunden nach Beginn der Gestrulation (1901, Vers. 120) der Urmund hufeisenförmig gestaltet. Dabei hat sich die obere Urmundlippe der Ligatur ein wenig, doch nicht viel genähert, während der ventrale Rand des vegetativen Feldes bedeutend näher an der Ligatur liegt, als zu Beginn der Gastrulation. — Der Dotterpfropf lag vor seinem Verschwinden genau unter der Ligatur. — Nach 27 Stunden „haben sich die Medullarwülste mit ihrem hinteren Ende unter der Ligatur durchgezwängt" (p. 452, 453).

Diese, an in Zwangslage gehaltenen *Triton*-Keimen, angestellten Beobachtungen erweisen, dass die dorsale Urmundlippe (bezw. der hintere axiale Keimbezirk) unter normalen Verhältnissen thatsächlich — indem sie nach vorn die Axengebilde (zum mindesten des segmentirten Körpers) apponirt — allmählich über den vegetativen Pol zurückweicht. Sie überlagert dabei zunächst das freiliegende Entodermfeld der Dotterzellenmasse (den sogenannten Dotterpfropf), welches sich, wie die KOPSCH'schen Photogramme beweisen, ihr entgegengesetzt nach innen zu bewegt — eine Erscheinung, die als eine behinderte und durch die Dotterzellenmasse abgelenkte Invaginationsbewegung aufzufassen ist. Zugleich mit der dorsalen Urmundlippe schieben sich auch die übrigen Randabschnitte des Urmundes vor, wodurch das Entodermfeld des Dotterpfropfes auch von diesen Seiten her überwachsen und eingeengt wird. Jedenfalls ist an dieser Bewegung, die, wie die oben erwähnten Experimente von BARFURTH (1894) lehren, durch das intussusceptionelle Wachsthum des Ektodermfeldes gefördert wird, auch die ventrale Urmundlippe betheiligt, nach der einen Angabe SPEMANN's sogar in erheblichem Grade. Wenn wir uns vergegenwärtigen, dass dieses Vorwachsen ein die Längenentwickelung einleitender Vorgang ist, und insbesondere das Verhalten der ventralen Urmundlippe beim *Amphioxus* berücksichtigen, so werden wir die beobachteten Verhältnisse geradezu als selbstverständlich finden. — Die dorsale Urmundlippe weicht aber, wie die erwähnten Beobachtungen lehren, auch noch über den vegetativen Pol hinweg, auf die gegenüberliegende Seite zurück. In der Phase, wo die dorsale Lippe, indem sie nach vorn die Axengebilde des Rumpfes apponirt, den vegetativen Pol überschreitet, hat sich gewissermaassen jener Kampf der Theile zu Gunsten der Dorsalseite entschieden. Die an den Urmund grenzenden ventralen und seitlichen Abschnitte des Ektodermfeldes bleiben in Folge des behindernden Einflusses der Dotterzellenmasse — welche sich nicht in gleichem Maasse in die Länge streckt, in dem die dorsale Urdarmwand verlängert wird — in ihrem intussusceptionellen Wachsthum zurück, während die dorsale Lippe, indem sie nach vorn die Axengebilde des Rumpfes apponirt, immer weiter gegen die Ventralseite hin zurückweicht. Auf diese Weise kommt jene einseitige Längenentwickelung zu Stande, die zur Einkrümmung des Embryos führt. Das Centrum des vegetativen Poles der Blastula, welches anfänglich annähernd mit der Mitte des Dotterpfropfes zusammenfällt, rückt nun gleichfalls mit dem zu einem sagittalen Spalte verengten Urmund relativ und absolut im medianen Meridian des Eies zurück und gegen den Aequator empor. Es liegt also in der Urmundspalte. In der Region, welche zu Beginn der Gastrulation das ausgedehnte Entodermfeld einnimmt, welches sich nur in seinem marginalen Abschnitte regelrecht invaginiren kann, im Uebrigen aber durch die von ihm abgefurchte Dotterzellenmasse daran verhindert wird, breitet sich nun ein Theil der Medullarplatte bezw. der Rückenrinne aus. — Wenn sich also thatsächlich im Bereiche der sogenannten vegetativen Eihälfte ein grosser Theil der Medullarplatte entwickelt, so ist derselbe doch nicht aus dem Material des vegetativen Poles hervorgegangen, denn dieser wird ja vom Entodermfeld gebildet. Der betreffende Abschnitt der Medullarplatte ist vielmehr durch die rege Appositionsthätigkeit eines im Blastulastadium ganz unscheinbaren und eng begrenzten, dorsal in der äquatorialen Zone gelegenen Ektodermbezirkes hervorgegangen, welcher am Rande der dorsalen Urmundlippe in die invaginirte dorsale Urdarmwand (Chordablastem, axiale Mesodermursprungszonen) übergeht.

Von besonderem Interesse ist nun ein von SPEMANN (1901, p. 234 und 235) beschriebener Fall, welcher eine in der Ebene der ersten (frontalen) Furche ein wenig schräg geschnürte Gastrula betrifft. In

diesem Falle hatte sich die Medullarplatte nicht mit ihrem hinteren, sondern mit ihrem vorderen Ende am animalen Pole der Gastrula unter der Ligatur hindurch gezwängt. Das hintere Ende der Medullarwülste lag unmittelbar vor der Ligatur, am vegetativen Pole der Blastula. Offenbar war daselbst der wulstförmig vortretenden Wachsthumszone das weitere Vorwärtsschieben im medianen Meridian durch den Druck der Ligatur unmöglich gemacht, während das allmählich auslaufende vordere Ende der Neuralplatte sich am animalen Pole leichter unter der Schlinge hindurchschieben konnte. Der vordere Abschnitt der Neuralplatte liegt dann am medialen Pole und greift daselbst auf die Ventralseite über. In anderen Fällen (1902, p. 454) kann das Medullarrohr bei stärkerer Schnürung ganz auf der Seite der dorsalen Urmundlippe bleiben, weder am animalen noch am vegetativen Pole die Ligatur passiren. — „Es legt sich dann aber nach und nach mehr parallel zur Ligatur, und das wieder in verschiedener Weise, je nachdem die beiden Hälften gleich oder in Folge ungenauer Schnürung ungleich gross geworden sind. Alle diese Variationen kamen in zahlreichen Fällen zur Beobachtung." — In solchen Fällen zeigt sich, dass unter abnormen Verhältnissen, bei hochgradiger einseitiger Behinderung der Längenentwickelung auch die im Schema 3b dargestellten Verhältnisse eintreten können. Die dorsale Urmundlippe kann durch den ihr vorgelagerten Widerstand zu einem Punctum fixum werden und die Längenzunahme erfolgt scheinbar nach vorne hin. Der Vorgang der Längenentwickelung selbst, d. h. die Appositionsthätigkeit der dorsalen Urmundlippe wird durch solche Verhältnisse nicht im mindesten beeinträchtigt.

Eine lehrreiche Ergänzung und Controlle erfahren die an in Zwangslage sich entwickelnden Amphibienkeimen gemachten Beobachtungen durch die Feststellung der Lageveränderungen der einzelnen an der Oberfläche des Keimes sichtbaren Gebilde — vor Allem des Urmundes zu gewissen, zufällig vorhandenen oder künstlich gesetzten (Anstich- oder Brenn-)Marken. Bei der Verwerthung solcher Befunde ist indess, wie insbesondere SCHULTZE (1889), BARFURTH (1894) und WILSON (1900) bemerkt haben, gewisse Vorsicht geboten, weil auch unter dem Einflusse der Schwerkraft und anderer Factoren die Stellung der Extraovate verändert werden kann. Die ersten, grundlegenden Versuche in dieser Richtung unternahm ROUX (1888). Beim Anstich der Blastula am oberen (schwarzen) Pole zeigte sich, „dass der Defect oder die Narbe ausnahmslos auf der Bauchseite und bezw. speciell bloss auf dem Bauche des Embryos sich vorfand" (p. 527) [soll wohl heissen: nicht im Bereiche der Dotterzellenmasse, also in der späteren Kopfregion]. Bei Zerstörung der ersten Anlage der Urmundlippe fand sich das eine Mal „ein Bildungsdefect im queren Hirnwulste" (p. 527), „beim Anstechen des Aequators der Morula an der Stelle der künftigen ersten Urmundanlage wiederholt ein circumscripter Defect in der Mitte des Medullarrohres" (p. 525). Es ist nicht angegeben, auf welches Stadium sich dieses bezieht. Die Mitte des Medullarrohres kann in jungen Stadien, wenn noch wenig Material apponirt ist, auch der Grenze des segmentirten Kopfgebietes entsprechen. „Fand die Verletzung unten in der Mitte des weissen Poles statt, so war später äusserlich kein Defect wahrnehmbar . . . . Verletzte ich das Ei bei beginnender Gastrulation an der Urmundlage gegenüberliegenden Stelle des Aequators, so war ein Defect am caudalen Körperende die Folge" (p. 538). Wie ROUX selbst angiebt, sind diese Versuche „nicht so fein, dass ich auf Grund des hier berichteten Befundes der Angabe dieses Forschers (HIS) entgegentreten konnte, dass der quere Hirnwulst nicht in der ersten Anlage der dorsalen Urmundlippe, sondern unmittelbar vor derselben liege und seinerseits nicht nur Concrescenz entstehe. Eben deshalb habe ich meine verschiedenen Marken um 90° aus einander gelegt, da es sich nicht um ein feines Detail, sondern entsprechend dem seinerzeitigen Nichtwissen um die Hauptlagerungsverhältnisse handelte" (p. 528).

Durch sorgfältige Versuche, deren Ergebnisse durch zahlreiche Skizzen veranschaulicht sind, konnte KING (1902) an *Bufo lentiginosus* folgendes feststellen. Bei Verletzung des animalen Poles zeigte sich, dass der Blastoporus genau gegenüber am entgegengesetzten Pole zur Anlage kommt und annähernd concentrisch verengt wird, mithin ein radiäres Vorwachsen des gesammten Urmundrandes stattfindet. In der Nähe des Defectes am

animalen Pole kommen später die Haftpapillen oder das vordere Ende des Neuralrohres zur Anlage (Versuch 1). Wurde das ektodermale Blatt unmittelbar über dem Rande der dorsalen Urmundlippe verletzt (Versuch 4), so findet sich später der Defect am hinteren Ende der Neuralplatte. In diesem Falle ist also das Extraovat an der Stammzone der Medullarplatte gesetzt worden und mit dieser allmählich zurückgewichen. Dieser Befund weist darauf hin, dass der im Bereiche der unteren Eihälfte gelegene Abschnitt der Neuralplatte nicht durch eine Concrescenz der Urmundränder, sondern durch Apposition von Seiten des terminalen Keimbezirkes der dorsalen Urmundlippe gebildet wird. Dasselbe Ergebniss erhielt EYCLESHYMER (1898) bei *Bufo lentiginosus* und *Amblystoma* (vergl. Taf. 35, Fig. 41—45; Taf. 36/37, Fig. 73—76, 77—80, 81—83). Würde der betreffende Abschnitt der Neuralplatte nach der Auffassung von ROUX u. A. durch Concrescenz den seitlichen Urmundränder entstehen, dann müsste die Stichmarke stationär bleiben. Auf diese Verhältnisse wird am Schlusse des IV. Capitels noch zurückzukommen sein. — Ist die Stichmarke ganz knapp am Rande der dorsalen Urmundlippe gelegt, dann kann dieselbe in Folge der geringgradigen, durch Stauung bedingten, vorübergehenden Einrollung der dorsalen Lippe in die Concavität des Urmundrandes zu liegen kommen. Dass es sich dabei jedoch nicht um eine Inflexion des Ektoderms, um ein Umschlagen des äusseren in das innere Blatt handelt, beweist das Ergebniss des Versuches. Es ist stets zu bedenken, dass zugleich mit dem äusseren auch das innere Blatt nach vorne die Axengebilde des Rumpfes apponirt und beide schon bei Beginn der Gastrulation am Urmundrande ihr definitives Lageverhältniss einnehmen. — Wenn nun der Anstich in der äquatorialen Zone des Ektodermfeldes, über die Mitte der dorsalen Lippe gesetzt wurde, so blieb die Marke stationär (Versuch 5). Dieses Ergebniss stimmt auch mit dem von ROUX beim Anstich der correspondirenden Stelle einer *Rana*-Blastula beobachteten Verhalten überein (1888, p. 525). EYCLEHEYMER (1898) verzeichnet dasselbe Ergebniss für *Bufo* und *Amblystoma* (Taf. 35, Fig. 50—56). Offenbar wurde jene intermediäre, zuerst apponirte Zone getroffen, welche in einer stationär bleibenden Region gelegen ist. Die Urmundlippe rückt in dem Maasse, als sie die Axengebilde des Rumpfes apponirt, von der Marke zurück, die etwa der Grenze zwischen dem segmentirten und unsegmentirten Kopfabschnitte entsprechen dürfte. — Eine in der Mitte zwischen dem dorsalen Urdarmrande und dem animalen Pole gesetzte Verletzung (Versuch 7) fand sich später am vorderen Ende der Neuralplatte, am queren Hirnwulste. Dieser Befund bestätigt die bereits von PFLÜGER (1883) bei Berücksichtigung der Pigmentvertheilung geäusserte Vermuthung, dass das vordere Kopfende über den Aequator der Blastula zu liegen komme. Er steht auch mit dem Ergebnisse der Versuche, die EYCLESHYMER (1898) an derselben Species, sowie an *Acris grillus* und *Amblystoma* angestellt hat — abgesehen von graduellen Differenzen — im Einklange. Darüber, ob diese Stelle schon von vornherein zur Bildung der Neuralplatte determinirt ist, oder ob sich das zuerst auf eine enger begrenzte Stelle beschränkte Neuralfeld der Blastula (vergl. Taf. 85, Fig. 1) durch intussusceptionelles Wachsthum nach vorn zu verlängert, giebt das Experiment keinen verlässlichen Aufschluss. Dasselbe gilt für die Beurteilung des Versuches 10, in welchem in einer mittleren Zone zwischen dem Aequator und dem dorsalen Urmundrande zu beiden Seiten, nahe der Frontalebene, Anstiche gemacht wurden. Diese Marken kommen später an den Rand der in dieser Region ziemlich breiten Hirnplatte zu liegen, deren Breitenzunahme sicherlich durch intussusceptionelles Wachsthum erfolgt. Es ist anzunehmen, dass hierbei anfänglich die benachbarten indifferenten Ektodermabschnitte, in denen wahrscheinlich die Verletzung gesetzt worden ist, im Wachsthume zurückbleiben und sich dann später bei der Erhebung und Verschmelzung der Medullarwülste — ebenfalls intussusceptionell — verbreiten. Es ist sehr wohl möglich, dass sich die Neuralplatte an die Marken heranschiebt und dieselben bei ihrer Erhebung medialwärts bringt, so dass diese dann sogar im Bereiche des Nahtstelle angetroffen werden können. — Da sich die Stammzone der Medullarplatte, indem sie diese nach vorn apponirt, zurückschiebt, so können seitlich benachbarte Abschnitte des indifferenten Ektoderms, die anfänglich zu beiden Seiten des Urmundrandes gelegen und durch Stichmarken gekennzeichnet sind, in späterem Entwickelungsstadium in die Nachbarschaft der dorsalen Lippe gelangen und von dem nach

den beiden Seiten hin sich verbreiternden, zuletzt apponirten Abschnitte der Neuralplatte in ähnlicher Weise medialwärts bewegt werden, wie dies vorhin angegeben wurde. Auf solche Weise ist wohl das Ergebniss des Versuches 11, sowie eines von ROUX für die Concrescenztheorie verwerteten Versuches (1888, p. 528) zu erklären.

Sind diese Anstichmarken den seitlichen und ventralen Randabschnitten genähert, dann werden sie von den sich annähernd concentrisch vorschiebenden ektodermalen Lippen mitgezogen und kommen dann in den Urmundrand zu liegen (Versuch 18—20), woselbst in späteren Stadien eine geringgradige Einrollung stattfindet. So wird noch eine um 160° vom Rande der dorsalen Urmundlippe entfernte, diesem gegenüberliegende ventrale Stelle des Ektodermfeldes in die ventrale Lippe einbezogen und mit dieser centralwärts bewegt. Eine 180° entfernte Marke bleibt stationär und befindet sich in einem Gebiete, jener einseitigen, durch die Dotterzellenmasse hervorgerufenen Behinderung der Längenentwickelung (Versuch 15).

SCHULTZE (1889) war in der glücklichen Lage, zahlreiche Eier (*Rana fusca, Siredon*) mit natürlichen Localisationsmarken (meist „oberflächliche Furchungskugeln, die in späteren Stadien der Furchung aus unbekannten Gründen zurückgeblieben waren") in ihrer weiteren Entwickelung beobachten zu können. Bei den Marken, die im Bereiche der vegetativen Hemisphäre gelegen waren, zeigte sich, dass sie, wenn ihre Entfernung von der Stelle des ersten Auftretens der dorsalen Urmundlippe nicht 95° (im medianen Meridian) überschritt, im Bereiche des Dotterpfropfes oder wenigstens in der ventralen Urmundlippe verblieben. Etwas weiter von dieser Stelle entfernte Marken wurden zwar dem Centrum des vegetativen Poles genähert, gehörten aber nicht mehr dem Bereiche der ventralen Urmundlippe an. Bei manchen Eiern waren auch natürliche Marken im Bereiche der animalen Hemisphäre, in der Nachbarschaft des animalen Poles gelegen. In einem Falle (17) war eine Marke in der Medianebene ca. 125° von der dorsalen Urmundlippe (bei deren erstem Auftreten) entfernt, vor dem Verschwinden des Dotterpfropfes betrug diese Entfernung 165°. In anderen Fällen ergaben sich geringere Totalverschiebungen.

Die Ergebnisse der Anstichversuche bestätigen die Beobachtungen an den geschnürten und den in Zwangslage gehaltenen Eiern vor allem in dem einen wesentlichen Punkte, dass die Einengung des Urmundes durch ein nahezu concentrisches Vorwachsen des gesammten Urmundrandes erfolgt, und zwar ohne Erscheinungen einer Concrescenz. Die ventrale Urmundlippe bleibt also nicht stationär, sondern schiebt sich etwa im Ausmaasse von 30° gegen das Centrum des vegetativen Poles vor, vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 20—23, in denen die ursprüngliche Einstellung des Urmundrandes mit * angegeben ist[1]). — Was nun weiter geschieht, sobald einmal der Urmund durch das stärkere Vortreten seiner seitlichen Lippen zu einem am vegetativen Pole gelegenen, sagittal gestellten Spalt verengt ist, hängt ganz vom Verhalten der Ventralseite ab. Bleibt diese in ihrem intussusceptionellen Wachsthum zurück, so wie dies bei vielen Urodelen der Fall ist, dann muss die nach vorn die Axengebilde des Rumpfes apponirende dorsale Urmundlippe über das Gebiet des vegetativen Poles nach der gegenüberliegenden Seite der Gastrula zurückweichen (wie dies das eine SPEMANN'sche Experiment in ganz unzweideutiger Weise erwiesen hat; vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 23). Bei *Triton* bleibt die Ventralseite sehr lange in ihrem Wachsthum zurück, es kommt zu einer geradezu extremen Einkrümmung (vergl. Fig. 170), in deren Endphase die Schwanzknospe sich an der Seite des Vorderkopfes vorbeischiebt. In diesem extremen Falle weicht die dorsale Urmundlippe um mindestens 140°, wahrscheinlich aber noch mehr über den vegetativen Pol zurück — vom Ueberschreiten der frontalen Furchungsebene an mit dem überwachsenen Entodermfeld (Dotterpfropf). — Bleibt jedoch die Ventralseite bei ihrem intussusceptionellen Wachsthum nicht soweit zurück, erfolgt schon frühzeitiger eine ausgleichende Umlagerung (Streckung) der Dotterzellenmasse, dann überschreitet die dorsale Urmundlippe den vegetativen Pol nicht oder nur ganz wenig und vorüber-

1) Durch ein Versehen wurden die Figg. 22 und 23 nicht in der richtigen Lage in die Tafel eingefügt. Die Stellung des animalen Poles konnte nachträglich noch angegeben werden (*A. P.*).

gehend. Es ergeben sich dann für das Zurückweichen der dorsalen Urmundlippe Winkelmaasse von 70—75°, wie dies für die Anuren fast allgemein angenommen wird. — Es wird bei der Besprechung der späteren Stadien für *Ceratodus* gezeigt werden (und dasselbe gilt für die Amphibien), wie die dorsale Urmundlippe während der Streckung des Embryos wieder um das genaue Winkelmaass der Einkrümmung von der ventralen Gastrulahälfte im medianen Meridian des Eies zurückweicht, um dann schliesslich am vollständig gestreckten Embryo wieder in der Ebene zu liegen, in der sie beim Beginn der Gastrulation bei ihrem ersten Auftreten eingestellt war. Diese Ebene ist annähernd parallel mit der einen der beiden ersten Furchungsebenen, welche das ventrale vom dorsalen Blastomerenpaare des Vierzellenstadiums scheidet. Die ganze Wanderung der dorsalen Urmundlippe gegen den vegetativen Pol (eventuell über diesen hinaus) und wieder zurück ist mithin nur eine durch die Dotteransammlung an der Ventralseite bedingte, vorübergehende Ablenkung der Längenentwickelung, die dem *Amphioxus* erspart geblieben ist. Das Ausmaass dieser Ablenkung, d. h. die Grösse des Winkels, in welchem sich die dorsale Urmundlippe im medianen Meridian vorschiebt, ist von ganz untergeordneter Bedeutung und bei den verschiedenen Species jedenfalls — wahrscheinlich auch individuell — verschieden. Es hängt ganz von dem Zeitpunkte ab, in welchem die Streckung bezw. die Umlagerung der Dotterzellenmasse beginnt. Erfolgt diese frühzeitig — wie bei den Anuren — dann ist auch der Ablenkungswinkel klein; erfolgt sie sehr spät (*Triton*), dann kann dieser Winkel ziemlich erhebliche Werthe annehmen.

Es ergiebt sich somit, dass SCHULTZE Recht behalten hat, wenn er sich gegen die von ROUX postulirte Concrescenz der seitlichen Urmundlippen, gegen eine Verengung des Urmundes durch eine in craniocaudaler Richtung fortschreitende Vereinigung seiner Ränder ausspricht. Dagegen verfällt SCHULTZE in das andere Extrem, wenn er die dorsale Urmundlippe gewissermaassen als ein Punctum fixum ansieht und die allmähliche Näherung der in der vegetativen Hemisphäre gelegenen Marken an den dorsalen Urmundrand als eine reine Totalverschiebung der ersteren betrachtet. Beide Urmundränder bewegen sich vielmehr gegen einander, und zwar der dorsale wahrscheinlich rascher, als der ventrale. Dies vollzieht sich aber ohne Nahtbildung, in Folge der intussusceptionellen und später appositionellen Entfaltung des dorsalen axialen Keimbezirkes. Bei Beantwortung der Frage, was mit dem weiten Urmundrande geschieht, müssen wir vor allem darauf hinweisen, dass derselbe schon bei seinem ersten Auftreten durch die Dotterzellenmasse erheblich ausgedehnt wurde und daher relativ einen viel grösseren Durchmesser aufweist als beim *Amphioxus*. Der Urmundrand muss sich in Folge dessen auch über eine viel grössere Fläche centripetalwärts ausbreiten, und es ist wohl anzunehmen, dass hierbei, also beim Längen- und Flächenwachsthum der Gastrula sein Material zum Theil wohl durch Apposition aufgebraucht und bei der zunehmenden Verkleinerung des Durchmessers auch die weitere Proliferation eine geringere wird. Dies betrifft selbstverständlich nur die seitlichen und ventralen Randabschnitte, und zwar ganz im Allgemeinen. Bei der Entfaltung der in ihnen enthaltenen peristomalen Mesodermkeime tritt sogar im Urmundrande eine sehr erhebliche Steigerung der Proliferation ein.

So erscheint also das überraschende Dilemma, welches zwischen den Auffassungen von ROUX und SCHULTZE bestand, und welches letzterer auch sehr treffend gekennzeichnet hat: „Der Gegensatz zwischen den beiden Auffassungen ist also nachgerade scharf genug, indem ROUX in diejenige Stelle die Kopfanlage verlegt, an welcher ich den Schwanz entstehen lasse“ (p. 2) — einigermaassen gelöst. Man kann in diesen jungen Stadien weder von einer Kopf- noch von einer Rumpf- oder Schwanzanlage sprechen. Es besteht nur ein dorsaler Keim für sämmtliche Axengebilde des Embryos, dessen freier Rand, die dorsale Urmundlippe, am jeweiligen hinteren Ende des Keimes gelegen ist. Diese Zone apponirt nach vorn der Reihe nach die Axenorgane der einzelnen Körperabschnitte. Diesem dorsalen Keimbezirke gehört auch das Blastem für das gesammte Neuralrohr an. Die seitlichen und ventralen Randabschnitte des Urmundes und die entsprechenden Abschnitte der Gastrulawand liefern — ganz allgemein gesprochen — auch die betreffenden Abschnitte des Körpers, an

deren Aufbau sich allerdings Derivate des dorsalen Keimbezirkes in ganz erheblicher Weise betheiligen. Es ist also vollkommen ausgeschlossen, dass unter normalen Verhältnissen Abschnitte des Medullarrohres in den seitlichen Urmundrändern angelegt werden bezw. dortselbst Zellen zu ihrer Bildung determinirt sind. Andererseits kann ich SCHULTZE nicht Recht geben, wenn er meint, dass (auch) das Material für den Rücken in der oberen protoplasmareicheren Hemisphäre des Eies liegt (p. 25), weil zum mindesten sämmtliche Derivate der Urdarmwand von einem eng umschriebenen, unterhalb des Aequators gelegenen Zellterritorium abstammen, welches sich als erstes invaginirt.

Bei der Entscheidung der von KARL ERNST V. BAER aufgeworfenen Frage, welche Axe des Eies der definitiven Längsaxe des Embryos entspricht, kommt das durch die vorübergehende Ablenkung der Längenentwickelung geschaffene Verhalten gar nicht in Betracht. Es zeigt sich, dass die oben für den *Amphioxus* geschilderten Verhältnisse (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 12) auch für die holoblastischen Anamnier Geltung haben. Die Axe des Eies ist in der Richtung vom animalen zum vegetativen Pole annähernd parallel zu der den medianen Meridian des Eies tangirenden und durch die dorsale Urmundlippe (bei ihrem ersten Auftreten) gehenden kephalocaudalen Axe des gestreckten Embryos — oder divergirt mit dieser ein wenig nach vorn hin. Im Stadium der maximalen Zusammenkrümmung kann die Eiaxe vorübergehend in einer von den vielen radiär angeordneten ventridorsalen Transversalebenen gelegen sein (*Triton*). Dies ist aber eine ganz kurze Zeit bestehende Erscheinung, die den definitiven Verhältnissen keineswegs entspricht. In der Norm und bei der ursprünglichen Einstellung des virtuellen Embryos (dessen sämmtliche Axengebilde von der dorsalen Urmundlippe gebildet werden) ist die Eiaxe annähernd parallel der Körperaxe eingestellt. — In ganz extremen Fällen, wenn, wie z. B. bei den Meroblastiern die Dotteransammlung eine relativ geradezu kolossale wird, können beide Axen mit einander einen rechten Winkel bilden, der Embryo entwickelt sich in Folge des grossen Krümmungsradius nahezu gestreckt in einer tangentialen Ebene. — Niemals darf aber aus dem Verhalten des Embryos während jener Phase des einseitig behinderten Längenwachsthums geschlossen werden, dass die eine der beiden ersten Furchungsebenen das Material für die vordere und die hintere Körperhälfte scheidet, wie dies ROUX (1902), p. 614) auch neuerlich behauptet hat. Es wird im Verlaufe der weiteren Darstellung noch weiter bewiesen und ausgeführt werden, dass sämmtliche Axengebilde von der dorsalen Urmundlippe, also von bestimmten Abkömmlingen des dorsalen Blastomerenpaares gebildet werden, dass also in der Regel die eine der beiden Furchungsebenen — wie dies auch SPEMANN erschlossen hat — thatsächlich einer frontalen Ebene entspricht. Es wird ferner gezeigt werden, dass die Abkömmlinge des ventralen Blastomerenpaares nur einen ventralen Abschnitt des Ektoderms, einen zugehörigen Theil des peristomalen Mesoderms und der abortiven Dotterzellenmasse sowie des Entodermfeldes liefern, sich also am Aufbau des Embryos mit ganz geringen Antheilen betheiligen. — Die frontale Ebene des Keimes geht annähernd durch die Mitte des Blastoporus und die von diesem gebildete Afteröffnung. Sie wird bei der excessiven Einkrümmung des Embryos gegen die Ventralseite hin in einem Winkel ausgebogen, der dem Winkelausmaasse des Vordringens der dorsalen Urmundlippe auf der ventralen Eihälfte entspricht. Bei der Streckung des Embryos nimmt sie wieder ihre ursprüngliche Stellung an, ja sie weicht sogar etwas nach der Dorsalseite zurück (bei den stark überstreckten Anurenlarven, vergl. Fig. 172, vorübergehend sehr erheblich).

Ich stimme also mit KOPSCH (1900) darin überein, dass die auf die Medianebene senkrecht stehende Furchungsebene des Zweizellenstadiums nicht einer transversalen Ebene entspreche. — KOPSCH ist vielmehr der Ansicht, dass die vom animalen zum vegetativen Pole gezogene Axe im Embryo „von der cranialen unteren Seite zur caudalen und oberen Seite“ verläuft, und sucht dies an einigen schematischen Skizzen zu erweisen. Ich bin auf Grund morphologischer Erwägungen zu einer ähnlichen Auffassung gelangt, stimme also in dieser Hinsicht KOPSCH zu. Doch will mir scheinen, als ob KOPSCH für das Stadium der Fig. 5, also vor dem Ver-

schwinden des Blastoporus, bevor noch die dorsale Urmundlippe den vegetativen Pol überschreitet (wenn dies überhaupt bei *Rana* geschieht), die Axe etwas zu schief eingezeichnet hätte. Das Centrum des Dotterpfropfes dürfte wahrscheinlich central — mit Rücksicht auf den vegetativen Pol — gelegen sein. Es wäre also die Axe um ca. 15° im Sinne des Zeigerlaufes der Uhr zurückzudrehen. — Um Missverständnissen vorzubeugen, möchte ich jedoch darauf hinweisen, dass die in den betreffenden Skizzen — speciell 1 und 2 — schraffirt angegebenen Felder einander nicht nur nicht „ganz genau," sondern auch nicht einmal annähernd entsprechen. (Auch der Titel der betreffenden Abhandlung ist geeignet, einen solchen Eindruck zu erwecken.) Es ist nicht zu rechtfertigen, wenn KOPSCH den ganzen vegetativen-dorsalen Quadranten der Blastula, welchem die ganze dorsale Urmundlippe angehört, mit den Abkömmlingen des betreffenden Blastomerenpaares des Achtzellenstadiums identificirt. Der Sonderung der animalen von den vegetativen Blastomeren der Dorsalseite kommt wahrscheinlich ein ähnliches Moment zu, wie der frontalen Furchungsebene. Die ersten Mikromeren stellen unzweifelhaft im Vergleiche mit den ersten Makromeren ein besonders qualificirtes Material vor. Ihre Abkömmlinge zeigen, wie insbesondere v. EBNER (1893) gezeigt hat, eine besondere Activität — auch im Vergleiche mit jenen der Ventralseite. Sicherlich sind sie auch — wahrscheinlich sogar in hervorragendem Maasse — im axialen Keimbezirke vertreten, zugleich mit den Abkömmlingen der Makromeren, die wohl in erster Linie dem Entodermfelde der Blastula angehören.

Hinsichtlich der principiellen Auffassung des Gastrulationsvorganges möchte ich nochmals betonen, dass derselbe im Wesentlichen eine typische Invaginationserscheinung ist, die durch die Ansammlung der Dotterzellenmasse auf der Ventralseite einseitig behindert wird. Es wurde bereits oben auf die Photogramme von KOPSCH aufmerksam gemacht, an denen die active — durch die Dotterzellenmasse etwas dorsalwärts abgelenkte — Bewegung des Entodermfeldes der Gastrula deutlich zu ersehen ist. Es handelt sich also um ein actives, selbständiges Proliferiren (vergl. p. 662, 666) der in der unteren Hälfte freiliegenden Urdarmwand der Blastula (Entodermfeld, Chordablastem, axiale Mesodermursprungszonen) und nicht um eine passive Verlagerung, um ein Verdrängt- oder Eingestülptwerden. Dies möchte ich mit Rücksicht auf die von ROUX (1902) neuerlich vertretene Auffassung besonders betonen. (Es heisst dort p. 611: Entsprechend meinen früheren Angaben werden diese Dotterzellen in der That dabei etwas invaginirt, eingestülpt: erstens indem sie durch die vorwachsende Dorsalplatte nach innen gedrängt werden oder ausweichen und zweitens bei der nachträglichen Ausweitung der Urdarmhöhle: dazu kommt drittens, wie aus den Bildern KOPSCH's zu folgern ist, eine geringe Invagination in Folge der hinten von lateral gegen die Medianebene hin an den Dotterzellen stattfindenden Bewegung.) Dabei ist zu bemerken, dass das freiliegende Entodermfeld an der Oberfläche der Dotterzellenmasse der ventralen sich ungehindert und regelrecht invaginirenden Urdarmwand des *Amphioxus* entspricht. — Beim *Amphioxus* ist der Invaginationsvorgang beendet, sobald die Furchungshöhle verdrängt und die einschichtige Urdarmwand sich dem einschichtigen Ektoderm angelagert hat. Zu dieser Zeit oder schon früher beginnt das intussusceptionelle Längen- und Flächenwachsthum der Gastrulawand, in deren dorsaler Lippe bald ein appositionelles Wachsthum Platz greift. Die ventralen und seitlichen Randabschnitte des Urmundes wachsen annähernd in gleichem Tempo vor. In solch typischen Fällen der Längenentwickelung kann doch von einer Epibolie keine Rede sein — man müsste höchstens das Lumen als den überwachsenen Theil betrachten! Dass das Urdarmlumen des *Amphioxus* bei den Amphibien zum grossen Theile von den Dotterzellen eingenommen und von der Ventralseite her eingeengt wird, der betreffende Abschnitt daher in seiner intussusceptionellen Längen- und Flächenentwickelung behindert wird, sind Veränderungen von secundärer Bedeutung, die durch den von ROUX neuerdings propagirten Ausdruck bilaterale Epibolie (1902, p. 611) keineswegs treffend gekennzeichnet werden.

Es wurde oben darauf hingewiesen, dass sich die Gastrula des *Amphioxus* durch intussusceptionelles und appositionelles Wachsthum vor allem in caudaler Richtung verlängert, während bei den Cranioten auch eine

erhebliche Verlängerung nach vorn stattfindet. Die vorerwähnten Versuche und Beobachtungen an lebenden Objekten lassen nun auch gewisse Rückschlüsse auf die Ausdehnung dieses, durch intussusceptionelles Wachsthum nach vorn verlängerten Körper-(Kopf)abschnittes zu. Hierbei kommen speciell die Versuchsergebnisse von King (1902) in Betracht, aus denen hervorgeht, dass der quere Hirnwulst der Neuralplatte in einem gewissen Entwickelungsstadium etwa in der Mitte zwischen dem Rande der eben auftretenden dorsalen Urmundlippe und dem animalen Pole gelegen ist. Wie später noch weiter auszuführen sein wird, entspricht diese Stelle jedoch nicht dem vorderen definitiven Kopfende, weil zur Zeit des Schlusses der Medullarwülste und auch in den folgenden Entwickelungsstadien eine nicht unerhebliche relative Längenzunahme der Hirnanlage, sowie der Urdarmwand (Bildung der inneren Mundbucht) stattfindet. Es dürfte also wahrscheinlich das definitive vordere Kopfende — wie dies auch Eycleshymer (1898) vermuthet hat — in der Region des animalen Poles zur Entwickelung kommen und jene zuerst apponirte, äquatorial gelegene, intermediäre Zone (vergl. Fig. 3a), später der Region entsprechen, wo sich die Medullarwülste zuerst zusammenschliessen, die axialen Mesodermflügel und die Chorda zuerst selbständig werden und die ersten Segmente entstehen — mithin an der Grenze zwischen dem segmentirten und unsegmentirten Kopfabschnitt gelegen sein. Auch dieser vordere Körperabschnitt wird in Folge des Vorhandenseins der Dotterzellenmasse eingekrümmt angelegt — wie ein flüchtiger Blick auf Taf. LIX/LX lehrt, und streckt sich erst später in eine Ebene, die annähernd parallel zur primären Eiaxe eingestellt ist. — Da der Keim für die gesamte dorsale Urdarmwand (Chordablastem, axiale Mesodermursprungszonen, Entoderm) im Blastulastadium an der Oberfläche der unteren (vegetativen) Eihälfte gelegen ist, im Radius der Krümmung in das benachbarte Ektodermfeld übergeht (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1) und sich erst bei der Gastrulation gegen die Innenseite des letzteren bewegt, so ergiebt es sich von selbst, dass sich dieser Keim durch intussusceptionelles Wachsthum in einem Winkelausmaasse von ca. 90—100° gegen den animalen Pol verlängern muss, um an dieser Stelle das orale Darmende bilden zu können. Es ist nun schon von vornherein wahrscheinlich, dass das der dorsalen Urdarmwand benachbarte und mit ihr die dorsale Urmundlippe bildende Neuralfeld der Blastula eine dem Chordafeld entsprechende Längenausdehnung besitzt und nicht schon in früheren Stadien gegen den animalen Pol hin emporreicht. Das Neuralfeld dürfte sich vielmehr zugleich mit der dorsalen Urdarmwand durch intussusceptionelles Wachsthum nach oben vergrössern, während beide Blätter im Bereiche jenes Appositionscentrums zugleich ihre appositionelle Thätigkeit beginnen, die zur Verlängerung der Axengebilde in caudaler Richtung führt. Für die Urdarmwand lässt sich dieser Vorgang also per exclusionem feststellen, weil eben zu Beginn der Gastrulation unter dem Ektodermfeld der oberen (animalen) Eihälfte die Furchungshöhle bezw. die Dotterzellenmasse gelegen ist, diese wird von der ins Innere sich vorschiebenden Urdarmwand verdrängt, welche im Bereiche des Vorderkopfes die innere Mundbucht bildet. — Ueber das Verhalten der Neuralplatte geben die vorerwähnten Versuche und Beobachtungen keinen sicheren Aufschluss. Wenn Marken, die zu Beginn der Gastrulation in der Mitte zwischen dem Rande der dorsalen Urmundlippe und dem animalen Pol gesetzt werden, später am vorderen Ende der Neuralplatte liegen, so kann dies auf zweierlei Weise zu Stande kommen: entweder ist das Zellterritorium stationär geblieben — dann wären diese Abschnitte der Neuralplatte in situ entstanden — oder die Neuralplatte hat sich durch intussusceptionelles Wachsthum aus einem zum Beginn der Gastrulation eng umschriebenen, in der Aequatorialzone gelegenen Zellterritorium entwickelt und ist nach ganz allmählicher Verdrängung der benachbarten indifferenten Ektodermpartien — die möglicher Weise im Wachsthum zurückbleiben — in das Bereich der in die letzteren gesetzten Marken gekommen. Möglicher Weise könnte sich die Neuralplatte auch unter oberflächlich gelegenen Lokalisationsmarken vorschieben. Dass thatsächlich ein sehr erhebliches, intussusceptionelles Längenwachsthum im vorderen Abschnitte der Neuralplatte herrscht, beweisen auch die folgenden Entwickelungsstadien, in denen es zu einer maximalen Einkrümmung des vom Ektoderm vollkommen isolirten Hirnrohres kommt (vergl.

Taf. LIX/LX). — Da die Pigmentirung keine scharfe Abgrenzung der äquatorialen Zone nach oben ermöglicht · diese vielmehr, wie insbesondere WILSON (1900) gezeigt hat, schon frühzeitig speciell in der dorsalen Eihälfte auf diese Zone übergreift (vergl. auch PFLUEGER 1883), so lässt sich auch bei der Betrachtung der äusseren Oberfläche keine sichere Entscheidung treffen. Eher ist dies z. B. bei Selachiern möglich, an deren Keimscheiben man thatsächlich eine allmähliche centripetale Verlängerung der am dorsalen Urmundrande auftretenden Neuralplatte nachweisen kann, die mit der Invagination bezw. mit der Verlängerung der Urdarmrinne gleichen Schritt hält. — Auch mit Rücksicht auf die phylogenetische Gestaltung des beim *Amphioxus* so unscheinbaren und einseitig specialisirten Kopfabschnittes erscheint eine allmähliche und gleichzeitige Entwickelung der beiden Komponenten der Kopfanlage — der Urdarmwand und der Neuralplatte — in hohem Grade wahrscheinlich.

Von ausschlaggebender Bedeutung dürften jedoch bei der Beurtheilung dieser Verhältnisse die ausserordentlich interessanten Ergebnisse von medianen Durchschnürungen sein, die SPEMANN (1903) an *Triton*-Keimen ausgeführt hat. Auch bei *Triton* kommt es ab und zu vor, dass die in der Regel senkrecht auf die Medianebene frontal eingestellte erste Furche der letzteren entspricht. (Einen solchen Anachronismus der Furchung haben auch ROUX [1885, p. 327] u. A. wiederholt beobachtet.) Bei der Einschnürung solcher Eier in der ersten Furchungsphase erhielt nun SPEMANN Doppelbildungen, Fälle von Duplicitas anterior in allen verschiedenen Graden, deren Anordnung von der Intensität und dem Zeitpunkte der Einschnürung abhängig war. Ich will aus den zahlreichen, von SPEMANN beobachteten Fällen einige typische herausgreifen: Object (00,48, p. 619). Längs einer der beiden ersten Furchen sehr schwach eingeschnürt — nach 2 Tagen die Medullarplatte durch Pigmentirung deutlich, von niederen Wülsten umgeben — Ligatur stark angezogen — nach 18 Stunden Wülste weiter zusammengerückt — nach weiteren 3 Stunden Wülste hoch aufgeworfen, wie gewaltsam am Schlusse verhindert und aufgestaut — von einer eigentlichen Verdoppelung vorn nichts zu sehen. Ligatur gelöst. Der Schluss der Wülste erfolgt vorn sichtlich. Schluss einfach ohne Gabelfurche — nach 7 Stunden immer noch tiefe Furchen zwischen den beiden Wülsten, die hinten noch klaffen. 12 Stunden nachher sieht das Vorderende ganz normal aus mit primären Augenblasen. Das Vorderende entwickelt sich ganz normal (p. 621). Auch in einem anderen Falle (Object 00,46, p. 617) wurde eine starke Einschnürung vorgenommen, noch ehe die Medullarwülste deutlich waren. Nach 8 Tagen zeigte das Vorderende eine ganz schwache Verdoppelung. Das Vorderhirn (Lobi olfactorii) war doppelt (?), dagegen sind die Augen in normaler Zahl vorhanden, ebenso die Riechgruben. Der Grad der Verdoppelung steht in gar keinem Verhältnisse zum Grade der Nachschnürung. — Aus diesem Verhalten ergiebt sich zunächst das eine, dass durch die Ligatur eine in Entwickelung begriffene, craniale Wachsthumszone (Neuralfeld, Urdarmwand) nicht wesentlich in ihrer intussusceptionellen Entfaltung behindert wird. Denn vom Auftreten der Medullarplatte an erfolgt noch ein sehr erhebliches relatives Längenwachsthum sowohl der Urdarmwand (Bildung der inneren Mundbucht) als auch der Neuralplatte (Einkrümmung des Hirnrohres). Würde also die Neuralplatte schon im Stadium der beginnenden Gastrulation determinirt sein, d. h. die Anlage der Neuralplatte, wenn auch nicht sicht- und abgrenzbar von der dorsalen Urmundlippe gegen den animalen Pol emporreichen, dann wäre durch die Ligatur kein Hindernis für ihre weitere Entfaltung gegeben.

Object 00,99, p. 608: Zu Beginn der Gastrulation in der Medianebene eingeschnürt — nach 43 Stunden Duplicitas anterior, an den um 120° nach vorn divergirenden Neuralplatten die Medullarwülste schon ziemlich eng zusammengerückt, innere Wülste scheinen etwas schwächer als die äusseren In diesem Stadium conservirt (vergl. Fig. 20, 21). — Bei einem anderen, in gleicher Weise behandelten Embryo (01,2, p. 608) zeigte sich, dass die Zahl der Augen und Hörblasen vermehrt, die Chorda nicht gegabelt ist. — Wäre das Ektodermfeld zwischen der dorsalen Lippe und dem animalen Pole schon zu Beginn der Gastrulation zur Bildung der Neuralplatte determinirt und eventuell durch Anstichmarken gekennzeichnet, dann würde die Ligatur deren

intussusceptionelles Wachsthum voraussichtlich nicht behindert haben. Es zeigt sich aber gerade im Gegentheil, dass dieses Feld indifferent bleibt und von der dorsalen Urmundlippe aus nach den beiden Seiten um ca. 120° divergirend, sich zwei Wachsthumszonen entfalten, die schräg über die äquatoriale Zone hinweg nach den seitlichen Abschnitten der oberen Eihemisphäre divergiren. An dem einheitlich gebildeten Urmundrande hängen sie mit einander zusammen und apponiren gemeinschaftlich die Axengebilde des Rumpfes und des Schwanzes.

Von besonderem Interesse ist nun der Erfolg schräger Schnürungen: z. B. Object 00,64—03, p. 431 im Zweizellenstadium eingeschnürt, nicht genau längs der ersten Furche, sondern im spitzen Winkel zu ihr — dann ofort stark nachgeschnürt — am nächsten Tage begann die Gastrulation. Nach 2 Tagen zeigte sich als Folge der starken Schnürung eine weitgehende Verdoppelung des Vorderendes. Von den (annähernd gleich langen, um ca. 160° divergirenden) Medullaranlagen war die linke, auf der kleineren Seite des schräg eingeschnürten dorsalen Urmundrandes gelegene deutlich schwächer als die rechte, ihre Wülste schon ganz zusammengerückt, während die der rechten noch klafften. Als die Doppelbildung nach weiteren 5 Tagen conservirt wurde, hatte das rechte Vorderende einen ganz normalen Kopf mit kurzen Kiemenstummeln und Kieferbogenfortsätzen; der Kopf des linken Vorderendes dagegen war sehr defect, namentlich die Spitze des Hirnes. Kiemenstummel waren deutlich, die Kieferbogenfortsätze in der Mitte zu einem verschmolzen. — In einem anderen Fall (00,81, p. 433) bildete die Ligatur einen Winkel von ca. 45° mit der Medianebene. — Am Embryo war später das rechte Vorderende normal, das linke defect. — Auch in diesem Falle hat sich aus einem kleinen, dorsolateralen Abschnitte der scheinbar noch indifferenten dorsalen Urmundlippe durch intussusceptionelles Wachsthum die Kopfanlage in ein unter normalen Verhältnissen von der Neuralplatte ganz abseits gelegenes Gebiet des Ektodermfeldes entwickelt, welches vom medianen Meridian des Eies weit entfernt ist, niemals also zur Bildung der Neuralplatte bestimmt sein konnte. Die auf diese Weise entstandene Neuralplatte weist dieselbe Längenausdehnung auf, wie die andere an normaler Stelle (in der Richtung von der dorsalen Lippe zum Aequator sich entwickelnde). Beide Wachsthumszonen gehen am Urmundrande in einander über und bilden eine einheitliche terminale Appositionszone.

Wurde endlich die starke Einschnürung schon im Furchungsstadium vorgenommen, so ergaben sich Doppelbildungen von der Kategorie des Dicephalus tetrabrachius: z. B. Object 01,40, p. 577. Längs der ersten Furche eingeschnürt, nach 2 Tagen erster Beginn der Gastrulation, getrennte Einstülpung an den beiden Keimhälften, nach weiteren 4 Stunden sind die oberen Urmundlippen der beiden Hälften im Fortgange der Gastrulation mit einander in Verbindung getreten — nach 14 Stunden Urmund U-förmig — nach weiteren 24 Stunden Urmund Längsspalt, von ihm gehen nach rechts und links unter einem wenig spitzen Winkel zwei Medullarfurchen aus, dunkel pigmentirt. Abgrenzung der Medullarplatten nach der Seite durch Pigmentirung möglich, nach vorn noch nicht. — Nach 22 Stunden Medullarwülste geschlossen, Embryonen bis weit nach hinten getrennt. Ligatur gelöst. — Nach 5 Tagen conservirt. — Es liegt ein Dicephalus tetrabrachius vor. Die beiden Thiere sind seitlich und ventral mit einander verwachsen. Die Medianebenen divergiren von hinten nach vorn, und zwar dorsal mehr als ventral, so dass auch der Winkel, welchen sie auf Querschnitten mit einander bilden, nach vorn zu immer grösser wird. Die beiden so zusammenhängenden Embryonen sind vorn völlig getrennt, bis hinter die Anlagen der innenständigen vorderen Extremitäten. Von hier an verschmelzen sie mit ihren ventralen Innenseiten mehr und mehr, während der dorsale Flossensaum bis gegen die Schwanzspitze hin doppelt bleibt. Die Medullen verlaufen etwa $^8/_9$ der Strecke zwischen der Gabelung der Körper und dem After völlig getrennt von einander — dann lagern sie sich an einander — Spuren der Verdoppelung sind noch viel weiter nach hinten zu verfolgen. — In diesem Falle hat also eine frühzeitige künstliche Sonderung des noch indifferenten und regulirbaren, in der dorsalen Urmundregion gelegenen Zellterritoriums der Blastula zur Entfaltung zweier

vollwerthiger und äquipotenter Wachsthumszonen geführt, die sich senkrecht auf die Mitte der beiden seitlichen Abschnitte der entzwei getheilten primären dorsalen Urmundlippe nach vorn zu in divergirenden Richtungen entfaltet haben. Unter der Ligatur stehen diese beiden äquipotenten Wachsthumszonen mit einander im Zusammenhange, sie apponiren eine Zeitlang neben einander selbständig die gedoppelten Axengebilde des Rumpfes, vereinigen sich erst später zur Bildung eines einheitlichen, unpaaren Schwanzabschnittes. Die Gestaltung des Flossensaumes wird von der terminalen Wachsthumszone nicht unmittelbar beeinflusst und ist eine selbständige Erscheinung.

„Wenn man das gesammte Anlagenmaterial eines *Triton*-Keimes in genügend jungen Stadien median durchtrennt, so entstehen bekanntlich zwei Embryonen von verminderter Grösse und anscheinend ziemlich normalen Proportionen" (p. 567). Damit ist auch für *Triton* der Beweis für die völlige Unregulirbarkeit des noch indifferenten Zellenmateriales der Blastula erbracht, welches auch — in zwei totipotende Hälften getheilt — zwei bilateralsymmetrische Organismen zu erzeugen im Stande ist.

Die Ergebnisse der SPEMANN'schen Experimente machen es also im hohen Grade wahrscheinlich, dass sich auch die Hirnanlage aus einem circumscripten, der dorsalen Urmundlippe angehörigen Zellterritorium des Ektodermfeldes entwickelt, welches sich zugleich mit der invaginirten dorsalen Urdarmwand (Chordablastem, axiale Mesodermursprungszone, Entoderm) — den übrigen Componenten des dorsalen axialen Keimbezirkes — durch intussusceptionelles Wachsthum nach vorn gegen den animalen Pol hin entfaltet, in einer Richtung, die senkrecht auf den Scheitel der dorsalen Urmundlippe verläuft und unter normalen Verhältnissen — in der Regel — mit einer der beiden ersten Furchungsebenen zusammenfällt. Die gesammte Anlage differenzirt sich bilateralsymmetrisch zu einer auf dem Scheitel der dorsalen Urmundlippe senkrechten Ebene. Wird durch Einschnürung in der Medianebene das in frühen Stadien noch vollkommen umregulirbare Material der dorsalen Urmundregion in seiner primär-medianen Entfaltung behindert (sei es direkt oder indirekt, durch Anstauung des vorgelagerten indifferenten nachbarlichen Zellmateriales), dann kann sich dasselbe in zwei äquipotentielle Complexe sondern, die sich nun in divergirenden Richtungen nach vorn entfalten. — Je später diese Behinderung eintritt, d. h. je mehr Material schon in seiner definitiven Lagerung — speciell im Bereiche jenes Appositionscentrums — angelegt ist, desto kleiner wird die Duplicitas anterior. Dabei ist jedoch auffallend, dass auch die vorderen Wachsthumszonen noch in einem Zeitpunkte, wo sie durch einen bereits apponirten Kopfabschnitt (Grenzgebiet des segmentirten und unsegmentirten Körpertheiles) von der terminalen Wachsthumszone vollkommen getrennt sind, die Fähigkeit bewahrt haben, sich mit Rücksicht auf die Symmetrieebene total umzureguliren, d. h. statt einem zwei bilateralsymmetrische Systeme zu bilden — nach beiden Seiten hin divergirend die paarigen Gebilde des vorderen Kopfendes zu produciren.

Es beeinflussen und dirigiren in erster Linie also doch gewisse Correlationen die Entfaltung der dorsalen Wachsthumszone — der Neuralplatte, des Chordablastems der axialen Mesodermursprungszone und des Entoderms. Der einen Erscheinung scheint ein gesetzmässiger Charakter zuzukommen, dass nämlich die Längenentwickelung dieses sich zum Teil invaginirenden Zellmaterials stets senkrecht auf den Scheitel des dorsalexcentrisch zuerst entstehenden Urmundrandes erfolgt und das Chordablastem sich an dessen Scheitel, dorsomedian entwickelt. Wird die ursprüngliche, normale Anordnung des dorsalen Urmundrandes noch vor dessen Auftreten gestört, dann kann das Zellmaterial der noch virtuellen dorsalen Urmundlippe schon im Blastulastadium gewissermaassen entzwei getheilt werden. Es entstehen dann zwei neben einander liegende, mit ihren medialen Ausläufern zusammenhängende äquipotente dorsale Urmundlippen, womit zwei Medianebenen inducirt erscheinen. Damit ist nun eine neue Orientirung des ursprünglich annähernd bilateralsymmetrisch zu einer der beiden ersten Furchungsebenen angeordneten, durch dieselben keineswegs unbedingt gesonderten Zellmateriales gegeben, welches sich nun senkrecht auf die Scheitel der beiden selbständig

gewordenen Urmundlippen entfaltet. So wird also der virtuelle Embryo in seinen wesentlichen (axialen) Gebilden von einem engbegrenzten in der Region der späteren dorsalen Urmundlippe gelegenen Zellterritorium der Blastula, dem sogenannten axialen, dorsalen Keimbezirk, repräsentirt, welches aber in diesem Stadium noch vollkommen umregulirt werden kann, unter normalen Verhältnissen aber so orientirt ist, dass die eine der beiden ersten Furchungsebenen — wenigstens in der Regel — durch den Scheitel der in Entstehung begriffenen, dorsalen Urmundlippe geht. Diese Prävalenz — um nicht zu sagen relative Totipotenz — der dorsalen Urmundlippe offenbart sich schon beim Beginne der Gastrulation, indem die dorsale Urdarmwand sich zuerst invaginirt. Dieser für die Wirbeltiere und viele Bilaterien unter den Wirbellosen charakteristische Typus hat sich durch eine einseitige Specialisirung und besondere Differenzirung — vielleicht durch Vermittelung eines Trochophorastadiums — aus dem primär monaxonen (protaxonen) Typus entwickelt. Von einer festen Determination jenes dorsalen Zellterritoriums der Blastula kann daher vor Beginn der Gastrulation, vor dem Auftreten des dorsalen Urmundrandes nicht die Rede sein. Das auf Taf. LXXXV, Fig. 1 abgebildete Schema soll denn auch nur die unter normalen Verhältnissen sich ausbildenden Lagebeziehungen der einzelnen organbildenden Bezirke des Keimes in ihrer Projection auf die Oberfläche der Blastula veranschaulichen. Unter normalen Verhältnissen repräsentirt also ein eng umschriebenes — den Eiäquator nach oben wahrscheinlich nicht überschreitendes Zellterritorium der Blastula, in welchem die Gastrulation dorsalexcentrisch einsetzt, den Keim für sämmtliche Axengebilde des Embryos.

Von den beiden ersten Furchungsebenen kommt entschieden der frontalen Ebene eine viel grössere Bedeutung zu, als der Medianebene. Die Medianebene kann auch noch im Blastulastadium verändert werden, es können durch künstliche Eingriffe zwei Medianebenen inducirt werden. Bei der Frontalebene hingegen ist dies, wie noch später gezeigt werden wird, unmöglich. Diese Furche scheidet also bereits besonders qualificirtes, activeres Material von dem ventralen Blastomerenpaar. Stets sind auf der Dorsalseite die Blastomeren kleiner, sie theilen sich auch rascher, und speciell im Bereiche des ersten Auftretens der dorsalen Urmundlippe — also im Territorium des axialen Keimbezirkes — sind die Zellen kleiner als in den übrigen äquatorialen Regionen. — Wie insbesondere KOPSCH (1900) hervorgehoben hat, kann von einer ganz exacten Sonderung der Abkömmlinge der zu beiden Seiten der Medianebene gelegenen Blastomeren überhaupt keine Rede sein. Hier herrscht vielmehr — wie dies auch V. EBNER (1893) betont hat — ein beständiges Durcheinanderwogen der benachbarten Zellen. Es entsteht — wie KOPSCH treffend bemerkte — eine zerknitterte, gebogene, gewundene Platte, deren Richtung gar keine Beziehungen zur Symmetrieebene hat" (p. 14). Es liegt auch gar kein Grund vor, speciell mit Rücksicht auf die Anlage der Chorda z. B. eine genaue unverrückbare Abgrenzung der Abkömmlinge der ersten Blastomeren anzunehmen. Dazu kommt, dass, wie auch ROUX angegeben hat, Abweichungen zwischen der ersten Furchungsebene und der Medianebene im Ausmaasse bis zu 29 ° — KOPSCH giebt noch höhere Werthe an — vorkommen. Daraus ergiebt sich ferner, dass auch die Sonderung des besonders qualificirten Materiales der Dorsalseite anfangs nicht an eine bestimmte Ebene gebunden sein kann.

II. Entwickelungsvorgänge während der Stadien 26—29 (bis zur Bildung der Prostoma- [neurenterischen] Naht).

Im **Stadium 26** hat die Vereinigung der Medullarwülste in caudaler Richtung weitere Fortschritte gemacht. Wie im vorhergehenden Stadium, wird der caudale Abschnitt des Medullarrohres solid angelegt und erst allmählich von der cranialen Seite her ausgehöhlt (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 4). Die Vereinigung der Medullarwülste schreitet in dem Maasse vorwärts, als die Neuralplatte vom terminalen axialen Keimbezirke aus apponirt wird. Auch die Ablösung des Neuralrohres vom Ektoderm ist bereits im vollen Gange. — Die breite Hirnanlage tritt sowohl in der Seiten- wie in der Dorsalansicht deutlich vor und endigt vorn mit einer unpaaren Vorwölbung in der Gegend des bereits obliterirten Neuroporus anterior (vergl. SEMON, Taf III, Fig. *26 o*, *26 s*). Unterhalb der letzteren tritt die conische Ausladung der inneren Mundbucht vor (vergl. Taf. LIX/LX *i. M. b.*). — Der vordere erweiterte Abschnitt der Urdarmhöhle weist an dem Embryo, von welchem das Ausgussmodell stammt, einen normalen Umfang auf. Ihr Boden wird von der gegen das Lumen sich vorwölbenden Dotterzellenmasse gebildet, die im Bereiche der seitlichen Ausladungen derselben in die epitheliale seitliche und dorsale (Ur-)Darmwand übergeht. — An der Seitenansicht des auf Taf. XLIV, Fig. 7 abgebildeten Modelles sind am Mesoderm keine wesentlichen Veränderungen gegenüber dem Vorstadium wahrzunehmen. Es sind 11—12 Dorsalsegmente angelegt. Das Entoderm (vergl. Taf. XLIV, Fig. 8) zeigt in einiger Entfernung von der inneren Mundbucht in der unmittelbaren Nähe des seitlichen Randes der Mesodermflügel die wulstförmige Vorragung der ersten Schlundtasche, welcher eine ebensolche Ausladung der Urdarmhöhle entspricht.

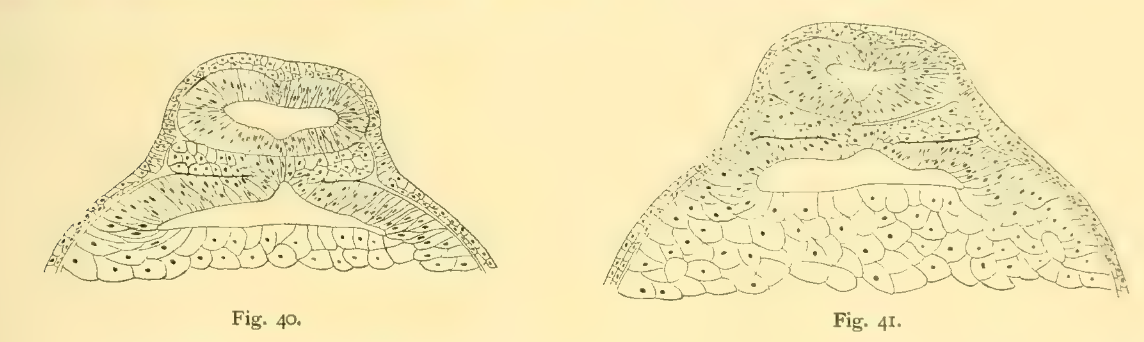


Fig. 40. Fig. 41.

Von den beistehend abgebildeten Querschnitten entspricht der erste (40) dem Schnitte 23 vom Stadium 24 und ist dicht hinter der inneren Mundbucht durch den Embryo gelegt. Die letztere läuft caudalwärts in eine seichte, dorsomediane Rinne aus. Diese wird von hohen cylindrischen oder prismatischen Zellen gebildet (Textfig. 40), welche in einschichtiger Lage geordnet sind. Seitlich schliessen sich an diese dorsomediane Zone die axialen Mesodermursprungszonen an. Die seitlichen Ränder der Mesodermflügel überragen in diesem Gebiete nur wenig den Seitencontour des Hirnrohres. — Etwas weiter caudal (Schnitt 41) schieben sie sich bereits keilförmig zwischen die seitliche Urdarmwand und das Ektoderm vor. Vergleicht man diesen Schnitt mit dem ihm entsprechenden Schnitte 30 des vorhergehenden Stadiums, so zeigt sich ganz deutlich der Effect jener medialwärts gerichteten Ausbreitung des Entoderms (Textfig. 41), die zur Bildung jener dorsomedianen Rinne führt. Dieser Vorgang vollzieht sich in diesem Gebiete in ganz ähnlicher Weise, wie weiter caudal (vergl. Schnitt 31—35)

nur mit dem einen Unterschiede, dass die zwischengelegene, dorsomediane Zone der Urdarmwand in ihrem Wachsthum augenscheinlich zurückbleibt, denn es sind im Schnitte 41 nur wenige hohe prismatische Zellen zwischen den Ursprungszonen des Mesoderms eingeschoben. Der folgende Schnitt 42 zeigt sozusagen dieselbe Stelle nach vollzogener Abschnürung des Mesoderms (Textfig. 42). Auch an diesem Schnitte fällt beim Vergleiche mit Schnitten durch das Gebiet der Chordaanlage (16, 32, 33) die geringe Ausdehnung der dorsomedianen Zone der Urdarmwand auf, welche dem Chordablastem jener Schnitte entspricht. Demgemäss ist auch die der Chordarinne entsprechende Einsenknng der dorsalen Urdarmwand recht unansehnlich. Dass aber auch hier eine

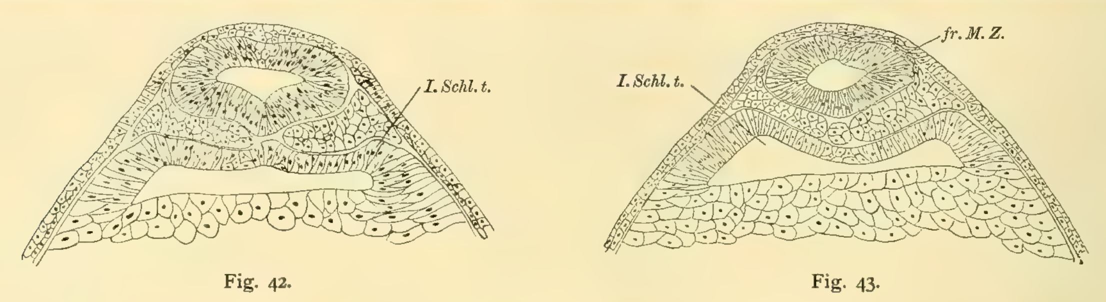


Fig. 42. Fig. 43.

Zellverschiebung stattfindet, die der Bewegung jener lippenförmigen Vorsprünge der Urdarmwand entspricht, wird durch das Vorkommen ganz abgeplatteter, parallel der inneren Darmwand gelagerter Zellen wahrscheinlich gemacht, deren Stellung in ganz auffallender Weise von der epithelialen Anordnung der übrigen und benachbarten Zellen abweicht. Auch im folgenden, eine gute Strecke weiter caudal gelegenen Schnitte 43 (vergl. Schnitt 44), der die Chorda dorsalis vom Entoderm bereits abgelöst zeigt (Textfig. 43), bemerken wir eine derartige Anordnung der Zellen. An diesem Schnitte sind insbesondere beim Vergleiche mit correspondirenden Schnitten durch jüngere Embryonen (Schnitt 32) die ersten Schlundtaschen deutlich zu erkennen. Sie befinden sich, wie bereits erwähnt, hart am seitlichen Rande des Mesoderms; ihre oralen Enden sind im Schnitte 42 getroffen.

Das Verhalten der dorsalen Urdarmwand zur Chorda dorsalis veranschaulicht der beistehend abgebildete Medianschnitt 44, auf welchen wir bei der Besprechung des folgenden Stadiums zurückkommen werden (Textfig. 44).

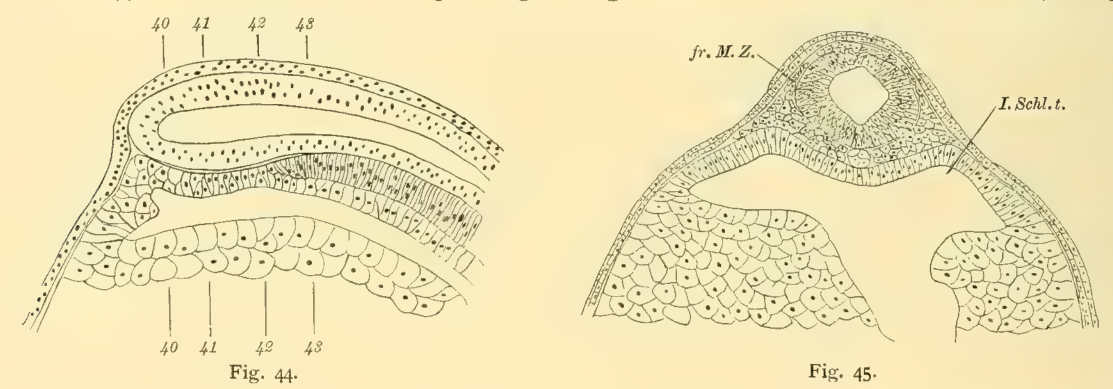


Fig. 44. Fig. 45.

Wie bei jüngeren Embryonen, so läuft die Chorda auch am vorliegenden Schnitte oralwärts in die epitheliale, einschichtige dorsale Urdarmwand aus, die dem Hirnrohre in ganzer Ausdehnung unmittelbar anliegt. An der Stelle, wo dieser Uebergang erfolgt, findet sich an der Innenseite der Urdarmwand eine leichte Einsenkung, die der auf Querschnitten deutlicher in Erscheinung tretenden dorsomedianen Rinne entspricht.

Der Schnitt 45 entspricht seiner Lage nach dem Schnitte 43, stammt aber von einem etwas älteren Embryo (Stadium 26½). Er zeigt die ersten Schlundtaschen bereits vom axialen Mesoderm überlagert, dessen ventrolaterale Kanten sich zungenförmig über sie hinwegschieben (Textfig. 45). Aber auch die dorsolateralen Kanten des

Mesoderms zeigen eine auffallende Proliferation. Von dieser Kante lösen sich nämlich spindelförmige Zellen los, die sich dorsalwärts, zwischen dem Ektoderm und dem Hirnrohre vorschieben. Auch im Schnitte 43 finden sich einige solche freigewordene Mesodermzellen in lockerem Verbande. Ihre Zellleiber sind in der Abbildung punktirt angegeben (*fr. M. Z.*). Ihnen entgegen schiebt sich von der Nahtstelle des Hirnrohres ausgehend ein abgeplatteter Zellcomplex vor, die Trigeminusanlage (*Tr.*). Beide Zellgruppen sind bei Embryonen dieses Alters noch deutlich von einander abgrenzbar.

Im **Stadium 27** beginnt die Kopfanlage des Embryos an der Oberfläche des Dotters (s. l.) deutlicher vorzutreten (vergl. SEMON, Taf. 3, Fig. 27 *o*, 27 *s*). Diese Erscheinung ist vor allem auf das rege, intussusceptionelle Wachsthum der Hirnanlage zurückzuführen, welches zu einer Verbreiterung und Verlängerung des vorderen Hirnabschnittes führt. Die Verbreiterung des vordersten Hirnabschnittes ist der einleitende Vorgang zur Bildung der Augenblasen (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 1, *Aug. bl.*), die unter dem sie bedeckenden Ektoderm nur wenig vortreten. Die Verlängerung des Hirnrohres führt dazu, dass die entodermale Mundbucht von diesem immer mehr überlagert wird und in Folge dessen von der Oberfläche zurücktritt. Das Neuralrohr gewinnt nun im Kopfgebiete die Vorherrschaft. — Unmittelbar hinter den Augenblasen hat sich von der Nahtstelle des Neuralrohres ausgehend, jener Zellcomplex der Trigeminusganglienleiste, an dessen Aussenseite ventralwärts vorgeschoben, dem wir bereits im Schnitte 45 begegnet sind. Es ist die breite, massige Anlage des Trigeminus (Taf. XLV/XLVI, Fig. 1 *Trig.*), die, caudalwärts deutlich begrenzt, nach vorn zu sich etwas auflockert. Schräg gegenüber von der Trigeminusanlage erscheint der bisher vollkommen einheitliche Mesodermmantel von der ersten Schlundtasche durchbrochen (*I. Schl. t.*). Die vordersten Abschnitte der axialen Mesodermflügel haben sich ein wenig verbreitert und sind von den Anlagen der Augenblasen überlagert worden. Ungefähr in der Mitte zwischen der ersten Schlundtasche und dem ersten Dorsalsegmente hat sich das Ektoderm plakodenförmig verdickt. Die so entstandene Hörplatte (*H.pl.*) wölbt sich nach innen zu vor, ist daher an der äusseren Oberfläche nicht deutlich erkennbar. Die Zahl der Dorsalsegmente hat sich auf 16 vermehrt. Der freie Rand des Mesoderms zeigt einen der Krümmung der Körperaxe entsprechend concaven Verlauf. Die paarig angelegten Mesodermflügel gehen nun an der Ventralseite des Blastoporus in einander über (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 6). Die caudale Ursprungszone des Mesoderms umgreift hufeisenförmig den Urmundrand und endigt zu beiden Seiten des dorsomedianen Chordablastems. Noch ist dieser zuletzt entstandene, ventromediane Abschnitt des peristomalen Mesoderms (*v. M.*) schmal und unansehnlich. — Die craniale Mesodermursprungszone wird in der Seitenansicht zum Theil von den Augenblasen, zum Theil von der ersten Schlundtasche verdeckt. Sie ist in den Abbildungen Taf. XLV/XLVI, Fig. 2 und Taf. LVII/LVIII, Fig. 6 braun punktiert angegeben.

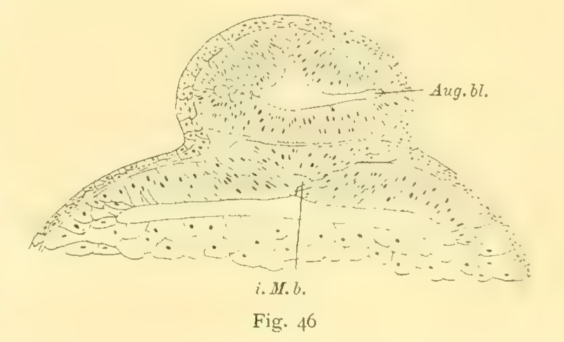


Fig. 46

Zwei Serien von Abbildungen, die nach Querschnitten durch den vorderen und hinteren Körperabschnitt gezeichnet sind, sollen die einzelnen Veränderungen in diesen Körpergebieten zur Darstellung bringen (Ebenen der Schnitte in Fig. 55 und 60). Die Schnitte der ersten Reihe treffen den Embryo ein wenig schräg. — Der Querschnitt 46 ist durch die conische Ausladung der inneren Mundbucht geführt, die durch eine faltenförmige Einsenkung des Ektoderms ventralwärts begrenzt wird (Textfig. 46, vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 5 *Gr. f.*). Rechterseits ist das vordere Ende des axialen Mesodermflügels angeschnitten, welches von der dorsolateralen Wand der Bucht seinen Ursprung

nimmt. — Ein folgender, durch den caudalen Rand der Augenblasen geführten Schnitt (47) zeigt beim Vergleiche mit dem correspondirenden Schnitte 40 durch den Embryo 26 die dorsomediane Rinne an der Decke der Urdarmhöhle bereits völlig verstrichen und die Ursprungszonen des Mesoderms einander fast unmittelbar genähert (Textfig. 47). Noch deutlicher tritt dies im Schnitte 48 zu Tage, der mit dem Schnitte 41

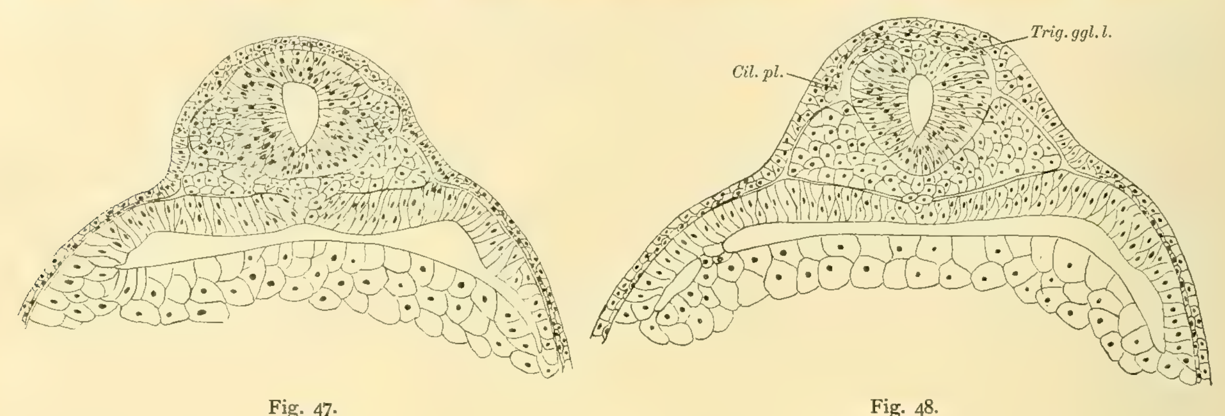


Fig. 47. Fig. 48.

zu vergleichen wäre. Von den hohen prismatischen Zellen, die in einfacher Schichte den Grund jener dorsomedianen Rinne gebildet haben, ist nichts mehr zu sehen. An ihre Stelle ist ein Zellcomplex getreten, welcher als eine einheitliche dorsomediane Ursprungszone der beiden Mesodermflügel erscheint, deren Abschnürung von der Urdarmwand bereits bis auf zwei Zelldurchmesser vollzogen ist. Der Schnitt geht durch die noch ziemlich ausgedehnte Anlage des Trigeminus (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 1 *Trig.*, Textfig. 48). Schräg ventralwärts gegenüber, gerade über der dorsolateralen Kante des Mesoderms, befindet sich eine circumscripte Verdickung der Sinnesschichte des Ektoderms, die wir ihrer Lage wegen als Ciliarplakode bezeichnen wollen (*Cil. Pl.*) Der Schnitt 49 a zeigt — der schiefen Schnittführung entsprechend — auf beiden Seiten etwas differente Bilder Linkerseits steht das Mesoderm noch mit der Urdarmwand im Zusammenhange, rechterseits erscheint es von ihr bereits abgeschnürt (Textfig. 49 a, b). Der benachbarte Schnitt 49 b der 12 μ dicken Serie zeigt auf beiden Seiten die Mesodermflügel vom Entoderm abgelöst, welches zwischen ihnen einen kielförmigen Vorsprung bildet. — Der nächste Schnitt 50 lässt sich unschwer auf den correspondirenden Schnitt 42 vom Stadium 26 zurückführen, in welchem die Mesodermflügel bereits von der Urdarmwand losgelöst waren, die in ihrem dorsomedianen Abschnitte aus einer einfachen Lage hoher, epithelialer Zellen bestand. Zweifellos hat auch in diesem Gebiete eine medialwärts gerichtete Bewegung der angrenzenden, ehedem die Ursprungszone des Mesoderms unterwachsenden Darmwand stattgefunden (Textfig. 50), denn wir bemerken an der inneren Oberfläche der letzteren jene abgeplatteten Zellen (vergl. Schnitt 42, 43) nunmehr auch in der Mittelebene. Die hohen prismatischen Zellen der ehemaligen dorsomedianen Zone, des Chordablastems, erscheinen von der Begrenzung der Urdarmhöhle ausgeschaltet und bilden nun in unregelmässiger Anordnung die Fortsetzung des kielförmigen, dorsomedianen Vorsprunges der Darmwand des vorhergehenden Schnittes. Dieser Vorsprung erscheint jedoch durch die Massen-

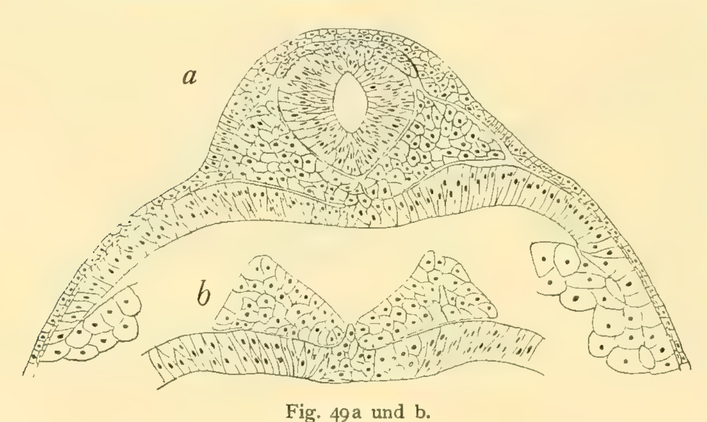


Fig. 49 a und b.

zunahme der Mesodermflügel, die in der Medianebene zusammenstossen und die dorsale Darmwand gänzlich überlagern, von dem Hirnrohre abgedrängt. Die niedrige, durch die Mesodermflügel gewissermaassen comprimirte dorsomediane Leiste setzt sich nun caudalwärts, der dorsomedianen Zone bezw. dem Chordablastem früherer Stadien entsprechend, continuirlich in die Chorda dorsalis fort (vergl. Fig. 54). Letztere erscheint im folgenden Schnitte 51 getroffen (Textfig. 51). Dieser Schnitt zeigt die Trigeminusanlage (*Tr.*) in ihrer grössten Breitenausdehnung, dem Hirnrohre dicht angelagert. Jene Gruppe freier Mesodermzellen, die sich von der dorsalen

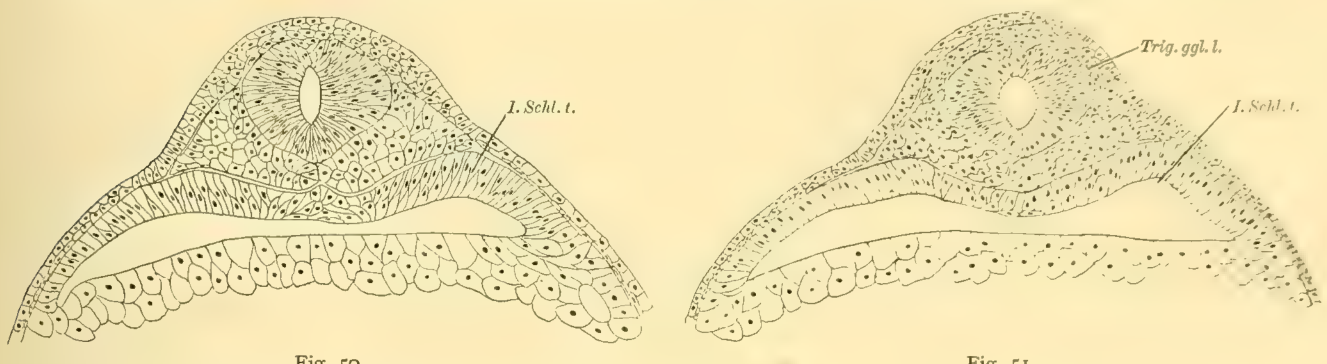


Fig. 50. Fig. 51.

Kante der axialen Mesodermflügel aus dorsalwärts vorschiebt, kommt so dicht an die ihr entgegenwachsende Ganglienanlage des Trigeminus zu liegen, dass es bei der fast gleichartigen Beschaffenheit des noch indifferenten Zellmateriales an manchen Stellen schwer fällt, die beiden dicht an einander gedrängten und sich an einander vorbeischiebenden, aus spindelförmigen Elementen bestehenden Zellcomplexe abzugrenzen. Nur bei Berücksichtigung der ersten Anlage dieser genetisch vollkommen verschiedenen Zellcomplexe, sowie der Ausbreitung der freien Mesodermzellen an Stellen, wo keine Ganglienanlagen vorhanden sind, kann in dieser Frage ein Urtheil gewonnen werden. In der Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 1 ist diese vordere Gruppe freier Mesodermzellen (schematisirt) eingetragen. — Die Schnitte 50 und 51 weisen ausserdem die vorderen Abschnitte der ersten Schlundtaschen auf (*I. Schl. t.*) die gewissermaassen in statu nascendi vom Mesoderm überwachsen werden (Textfig. 52). Der Schnitt 53 trifft sie an ihrer grössten Erhebung, die in der Seitenansicht des Embryos die Chorda dorsalis vollkommen verdeckt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 2). Bei dem Embryo, von welchem die abgebildeten Querschnitte

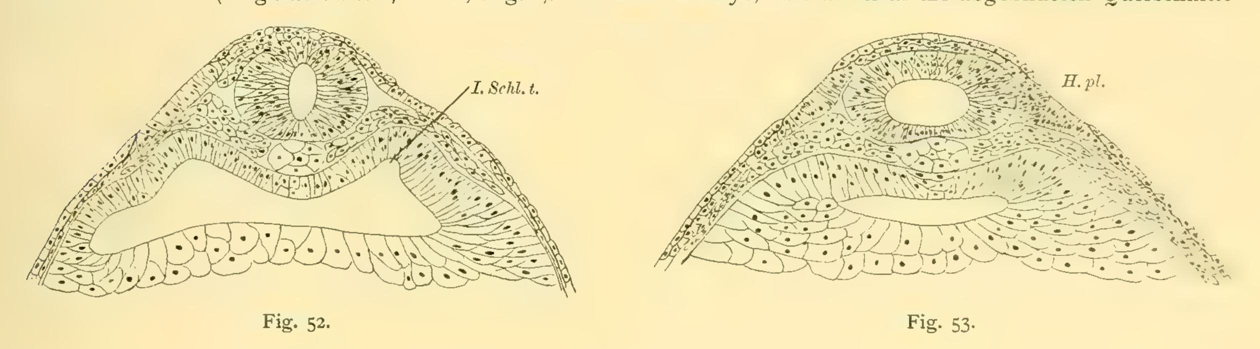


Fig. 52. Fig. 53.

stammen, haben die Schlundtaschen das Mesoderm noch nicht durchbrochen. Letzteres erscheint in der Ebene des Schnittes 53 bereits über die ganze Seitenwand der Urdarmhöhle vorgeschoben (vergl. Schnitt 43, 45), hat also die zuerst auftretenden caudalen Abschnitte der ersten Schlundtaschen in der zwischenliegenden Entwickelungsphase überwachsen (Textfig. 53). — Auffallend ist am Schnitte 52, dass das Ektoderm über den ersten Schlundtaschen noch einschichtig ist, und aus hohen, stellenweise auch prismatischen Zellen besteht, die sich in die Sinnesschichte der benachbarten, zweischichtigen Abschnitte des Ektoderms fortsetzen, dessen Deckschichte demnach gegenüber

den ersten Schlundtaschen fehlt (Textfig. 52). — Als ein typisches Gebilde der Sinnesschichte des Ektoderms tritt im folgenden Schnitte 53 die Hörplatte auf (*H.pl.*), die als eine circumscripte Verdickung derselben an die vorerwähnte Zone des Ektoderms unmittelbar anschliesst und wie diese einer Deckschichte entbehrt. Die Axe der Kernteilungsfiguren ist meist senkrecht auf die äussere Oberfläche eingestellt, die Kerne zeigen eine mehrzeilige Anordnung. Das Neuralrohr erscheint auf diesem Schnitte, der durch den vorderen Abschnitt der Hörplatte geführt ist, vom Ektoderm an der Nahtstelle vollkommen gesondert. In den vorhergehenden Schnitten (im Bereiche der Trigeminusanlage) ist die Sonderung erst im Vollzuge begriffen. An der Nahtstelle ist das Ektoderm meist dreischichtig, seine Elemente beginnen sich erst in ein epitheliales Gefüge einzuordnen. Ebenso weist auch das Entoderm an der Stelle, wo es die Chorda unterwachsen hat, noch keine epitheliale Anordnung seiner Elemente auf.

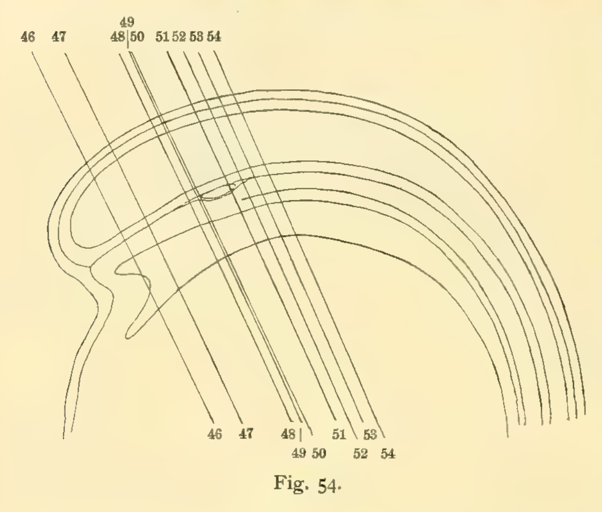


Fig. 54.

Der erste durch das Gebiet des hinteren Abschnittes des axialen Keimbezirkes, bezw. der terminalen Appositionszone geführte Schnitt der zweiten Serie (55) zeigt das Neuralrohr vom Ektoderm bereits gesondert. Dass das Neuralrohr solide erscheint, ist ein vorübergehender Zustand, der durch die oben geschilderte, atypisch erfolgende Vereinigung der Medullarwülste zu Stande kommt Textfig. 55). Das Ektoderm ist an der Naht- und Ablösungsstelle einschichtig, in der Umgebung bereits in zwei Schichten gesondert. An der dorsalen Urdarmwand lässt sich das dorsomediane Chordablastem nicht scharf von den axialen Ursprungszonen des Mesoderms sondern, an welche gegen die Dotterzellenmasse das Entoderm s. st. anschliesst. Die axialen Mesodermflügel sind in diesem Gebiete noch nicht segmentirt. An ihrer Ursprungsstelle drei bis vier Zelllagen stark, verschmälern sie sich ventralwärts, bei ihrer Ausbreitung über die Dotterzellenmasse zu einer ein- bis zweischichtigen Zelllage. — In einem folgenden Schnitte 56 hängt die solide Stammzone (Appositionszone) des Neuralrohres breit mit der dorsalen Urdarmwand zusammen (vergl. auch Schnittbild 59, Textfig. 56). An einem entsprechenden Schnitte durch einen jüngeren Embryo

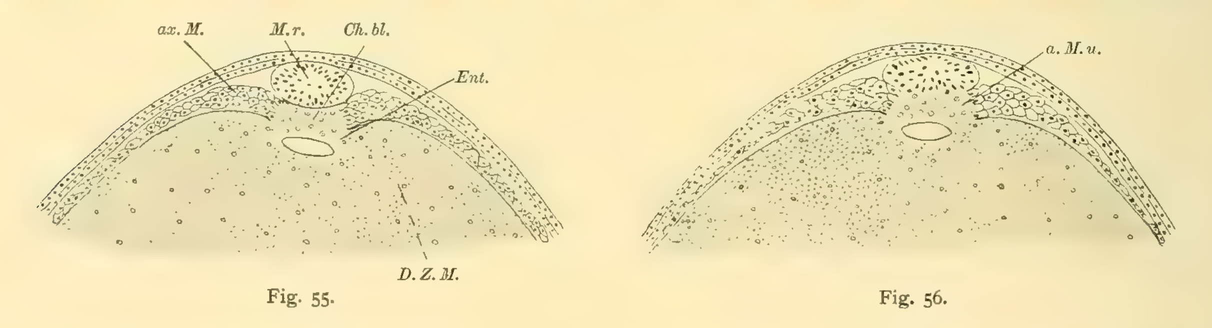


Fig. 55. Fig. 56.

würde man sagen, es ist die dorsale Urdarmlippe an der Umschlagsstelle des Ektoderms in die Urdarmwand (Chordablastem, axiale Mesodermkeime) getroffen. Das ektodermale Faltenblatt hat sich in dieser Region bereits erheblich verdickt, zu einem soliden Neuralrohr zusammengeschoben und vom benachbarten Ektoderm an der Nahtstelle abgelöst. — In der Ebene des Schnittes 57 ist dieser Prozess noch in vollem Gange. Der spitzwinkelige Einschnitt zwischen der Anlage des Neuralrohres und dem benachbarten Ektoderm weist darauf hin, dass die in atypischer Weise erfolgende Erhebung der Neuralwülste bereits stattgefunden hat. Die Ab-

lösung der ektodermalen Körperdecke hat an der breiten Nahtstelle noch nicht begonnen. Es liegen also dieselben Verhältnisse vor, wie an dem bei etwas stärkerer Vergrösserung gezeichneten Schnitte der Fig. 37 — nur mit dem einen Unterschiede, dass eine dorsomediane Einsenkung an der äusseren Oberfläche fehlt (Textfig. 57). Mit dem Chordablastem, so wie den axialen Ursprungszonen der Mesodermflügel steht die Neuralplatte in breitem Zusammenhange. Eine schmale Entodermzone bildet die seitliche Wand des engen,

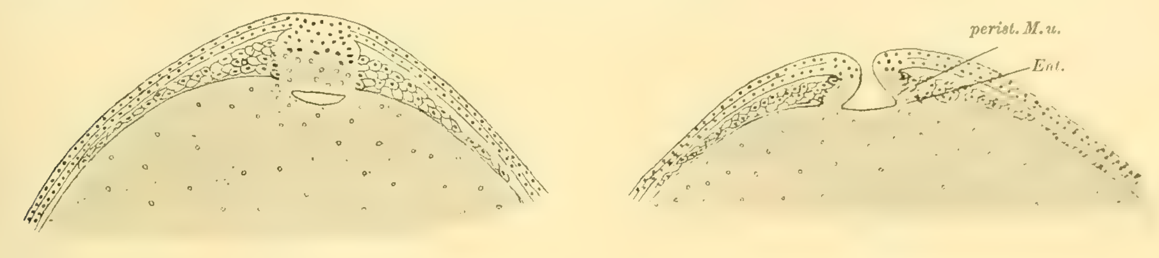


Fig. 57. Fig. 58.

biconvex oder planconvex begrenzten Urdarmlumens. Der Schnitt geht also durch die Proliferationszone der dorsalen Urmundlippe, die nach vorne zu die Axengebilde des Embryos apponirt. An ihrem freien Rande (vergl. Textfig. 59) hat die dorsale Urmundlippe noch ihre ursprüngliche Gestaltung bewahrt. — Ein Schnitt durch die seitlichen Ränder des Urmundes ist in Textfig. 58 dargestellt; er wäre mit dem durch die ventrolateralen Randabschnitte des Urmundrandes vom Stadium 25 geführten Schnitte 39 zu vergleichen, in welche die spaltförmige Oeffnung desselben nahezu planparallel begrenzt erscheint. Der durch die Mitte der seitlichen Ränder geführte Schnitt 58 lässt noch Reste jener seitlichen Ausladungen des Lumens erkennen, die in früheren Stadien viel tiefer waren (vergl. Schnitt 9) und durch das Vortreten der seitlichen Urmundränder entstanden sind. An das Ektoderm schliesst sich unmittelbar die peristomale Ursprungszone des Mesoderms (der peristomale Mesodermkeim) an, die das Ektodermfeld vom Entoderm trennt. Letzteres bildet die oberflächliche Begrenzung der Dotterzellenmasse, die zum grossen Theil von ihm abgefurcht wurde. Nur die schmalen, zwischen den Mesodermkeim und die Dotterzellenmasse eingeschalteten seitlichen Abschnitte des Entoderms bewahren ihr epitheliales Gefüge. — Dieselben Verhältnisse bieten sich an der ventralen Urmundlippe dar (Schnitt 59), die nicht so markant gegen die Dotterzellenmasse abgesetzt ist, wie die seitlichen Randabschnitte. Der ventromediane Theil des peristomalen Mesoderms ist noch ganz schmal und schiebt sich allmählich zwischen die Dotterzellenmasse und das in diesem Gebiete noch einschichtige Ektoderm vor.

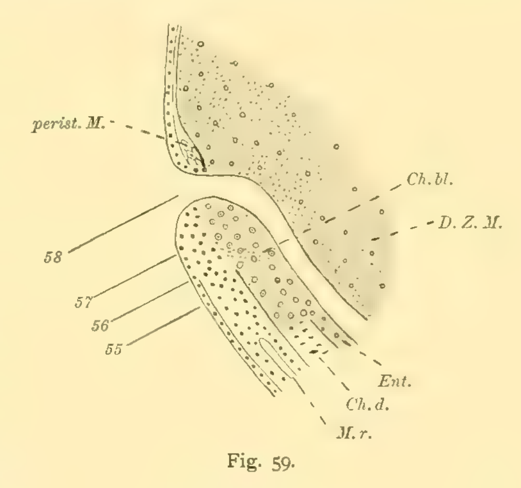


Fig. 59.

In diesem Entwickelungsstadium erscheint nun die bisher ventral unterbrochene peristomale Ursprungszone des Mesoderms vervollständigt. Der peristomale Mesodermkeim ist in ganzer Ausdehnung in Thätigkeit und zeigt nun eine hufeisenförmige Anordnung. Dorsolateral schliesst er unmittelbar an die axialen Ursprungszonen der Mesodermflügel an. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Zellen, welche die zuletzt angelegten ventralen und ventrolateralen Abschnitte des peristomalen Mesoderms liefern, schon am Beginne der Gastrulation an der späteren Ursprungstelle dieser Mesodermabschnitte gelegen waren, an der

Grenze des Ektoderm- und Entodermfeldes. Die peristomale Mesodermursprungszone war wohl schon beim Beginne der Gastrulation geschlossen — wenngleich erst in einem latenten Zustande — und wurde nicht etwa durch intussusceptionelles Wachsthum von der Dorsalseite her vervollständigt. Diese Auffassung, zu deren Gunsten auch die Ergebnisse experimenteller Untersuchung sprechen, liegt dem Schema der Taf. LXXXIV, Fig. 1 zu Grunde, in welches die peristomale Ursprungszone des Blastulastadiums (knapp vor Beginn der Gastrulation) eingetragen ist (roth punktirt). Sie bildet mit dem Territorium der axialen Mesodermkeime (braun) und des Chordablastems (grün) einen Ring, welcher das Entodermfeld (gelb) vom Ektodermfeld (grau) scheidet. Wenn sich das Entodermfeld zugleich mit dem Zellterritorium der axialen Mesodermkeime und dem Chordablastem invagirt, kommt der peristomale Mesodermkeim in den Urmundrand zu liegen. Bei der durch das Vorwachsen der Urmundränder verursachten Verengung des Blastoporus wird die peristomale Ursprungszone erheblich verkürzt. Diese Erscheinung ist zum Theil eine Folge der Längenentwickelung der Gastrula, sowie der allmählichen Umwandlung des weiten Blastoporus in die enge Afteröffnung. Die Proliferation des peristomalen Mesodermkeimes beginnt nicht gleichzeitig in der ganzen Ausdehnung des Urmundrandes, sondern schreitet allmählich dorsoventralwärts vor. Die ventromedialen Abschnitte des peristomalen Mesoderms sind ontogenetisch, wahrscheinlich auch phylogenetisch die jüngsten. — Die seitlichen und ventralen Abschnitte des Urmundrandes unterscheiden sich somit hinsichtlich ihrer Leistungen sehr erheblich von der dorsalen Urmundlippe, die den Keim für sämmtliche Axengebilde des Embryos den sogenannten, axialen Keimbezirk, darstellt. Dieser Randabschnitt erscheint daher auch erheblich verdickt. Da die Verdickung sich — im Ausmaasse von etwa 30 μ auch auf die angrenzenden dorsolateralen Randabschnitte fortsetzt, so ist anzunehmen, dass die oben erwähnte, durch das stärkere Vortreten der seitlichen Ränder verursachte Gestaltveränderung der dorsalen Urmundlippe noch besteht (partielle Bifurcation), die dorsolateralen Randabschnitte also noch Theile der ursprünglichen dorsalen Lippe darstellen (vergl. Schema, Fig. 12b).

Die beiden bilateralsymmetrisch angeordneten axialen Mesodermursprungszonen setzen sich also am Urmundrande unmittelbar in die hufeisenförmig gekrümmte peristomale Mesodermursprungszone fort. Sie apponiren (soweit sie dem hinteren Abschnitte des axialen Keimbezirkes angehören, zugleich mit den angrenzenden lateralen Abschnitten des letzteren schon vom ersten Auftreten des Mesoderms an die ventralen Randstreifen der Mesodermflügel nach vorn zu (vergl. Schema Fig. 3). Diese Randstreifen haben nun in Folge der weiteren Entfaltung der peristomalen Ursprungszone eine erhebliche Verbreiterung erfahren. Da sich das peristomale Mesoderm bei seiner ersten Anlage nicht vom axialen Mesoderm unterscheiden und abgrenzen lässt, so kann das gegenseitige Oberflächenverhältniss dieser beiden Abschnitte des scheinbar einheitlichen Mesodermmantels vorläufig nicht genauer bestimmt werden. Es lässt sich nur sagen, dass die peristomal entstandenen Randstreifen der Mesodermflügel sich gegen die ventrolateralen Randabschnitte des Urmundes erheblich verbreiten und am ventralen Urmundrande in einander übergehen. Das peristomale Mesoderm unterscheidet sich, abgesehen von seinen Leistungen, auch in seiner ganzen Anordnung vom axialen Mesoderm, wenngleich es mit diesem unmittelbar zusammenhängt. Die axialen Mesodermursprungszonen verlaufen in der Axenrichtung des Körpers und grenzen mit der medialen Längsseite an das dorsomediane Chordablastem, mit ihrer hinteren Schmalseite reichen sie ebenso wie das letztere an den dorsalen Urmundrand heran. An dieser Stelle setzen sich die axialen Ursprungszonen unmittelbar in die hufeisenförmige peristomale Ursprungszone fort, deren Längsrichtung nicht, wie die der axialen Ursprungszonen senkrecht, sondern parallel dem Urmundrande angeordnet ist. Die peristomale Ursprungszone bildet einen integrirenden Bestandtheil des Urmundrandes und apponirt das peristomale Mesoderm in Richtungen, die senkrecht auf den Urmundrand verlaufen, während das axiale Mesoderm annähernd senkrecht auf die Längsaxe des Körpers, parallel dem Urmundrande, sich ausbreitet. Die charakteristische Eigenart, das Hauptmerkmal des axialen Mesoderms, besteht also darin, dass seine Ursprungszonen zu beiden Seiten des

Chordablastems gelegen sind, parallel der Körperaxe verlaufen und in dieser Richtung sich auch beim Beginne der Längenentwickelung durch intussusceptionelles Wachsthum vergrössert haben. Ich ziehe daher die von RÜCKERT vorgeschlagene Bezeichnung der von RABL gebrauchten Benennung (gastrales Mesoderm) vor, welche dieses Verhalten nicht berücksichtigt. Wenn man mit diesem Ausdrucke andeuten will, dass die axialen Mesodermkeime einen Theil der invaginirten Urdarmwand darstellen, so hat derselbe gewiss seine Berechtigung dem Stamme der Worte Gastraea, Gastrula liegt, ja gewissermaassen der Invaginationsbegriff zu Grunde. Dabei ist jedoch zu bedenken, dass der mit dem Entodermfeld invaginirte Keim für die Chorda und das axiale Mesoderm beim Beginne der Gastrulation im Vergleiche zur grossen Ausdehnung des ersteren von einem engbegrenzten Zellterritorium gebildet wird (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1), und erst bei der Längenentwickelung der Gastrula sich durch intussusceptionelles Wachsthum in der Richtung der Körperaxe entfaltet. Es dürfte also in dieser Hinsicht am Beginne der Gastrulation der Unterschied zwischen dem peristomalen und axialen Mesodermkeim ein recht geringer sein. — Dazu kommt, dass wahrscheinlich auch das peristomale Mesoderm bei der Gastrulation ein wenig mit invaginirt wird. Es fällt nämlich auf, dass der peristomale Mesodermkeim im Schnitte 58 nicht genau am Rande des Urmundes, sondern an dessen Innenseite gelegen ist. Allerdings lässt sich nicht genau angeben, inwiefern dieses Verhalten durch das Vordrängen des in regem intussusceptionellen Flächenwachstum begriffenen Ektoderms verursacht wird. Das Entoderm kann in Folge der Dotteransammlung mit dieser Ausbreitung nicht gleichen Schritt halten. — Wenn man sich ganz genau ausdrücken wollte, müsste man von einem axial, bezw. peristomal entstandenen Mesoderm sprechen. Den Einwand, dass die axialen Mesodermkeime nicht ganz genau in der Medianebene liegen, sondern paarig angeordnet sind, dürfte wohl Niemand mit Ernst machen; übrigens bezeichnet auch RABL die bei der Auflösung der Sklerotome entstehenden freien Mesodermzellen als „axiales Bindegewebe".

Aus dem Dargestellten ergiebt sich somit, dass der axiale und der peristomale Mesodermkeim zusammen mit dem Chordablastem (Taf. LXXXV, Fig. 1) zu Beginn der Gastrulation einen dorsal gegen das Entoderm zu verbreiteten Ring bilden, der das letztere vom Ektodermfeld trennt. Dieser verbreitete Abschnitt des Ringes wird nun bei der Gastrulation zugleich mit dem Entodermfelde invaginirt und erscheint dann in die dorsale Urmundlippe eingeschaltet. Der gesammte Ring liegt dann im Rande des Urmundes. Insofern ist also der axiale Mesodermkeim der dorsale Abschnitt eines peristomalen Mesodermkeimes (s. lat.). Bei der Längenentwickelung der Gastrula vergrössert sich nun das dorsale Chordablastem und die ihm beiderseits benachbarten axialen Mesodermkeime durch intussusceptionelles Wachsthum in der Richtung der Längsaxe des Körpers. Dann reichen diese axialen Mesodermkeime nur mehr mit ihrer caudalen Schmalseite bis an den dorsalen Urmundrand heran, ihre axiale Längenausdehnung überwiegt nun. Dadurch unterscheiden sie sich von dem übrigen schmal gebliebenen Theil des hufeisenförmig gekrümmten Mesodermkeimes, dessen Längsseite mit dem Urdarmrande zusammenfällt und welcher daher als peristomaler Mesodermkeim sensu strictiori zu betrachten ist. Der letztere nimmt also an der Längenentwickelung keinen Antheil, er wird im Gegentheil durch die sich vorschiebenden Urmundränder erheblich verkürzt und würde bei unbehinderter Längenentwickelung des Körpers (z. B. beim *Amphioxus*) zur Zeit seiner Entfaltung in einer annähernd senkrecht auf die Längenaxe angeordnete Ebene eingestellt sein.

In **Stadium 28** erscheint das Kopfende des Embryos in der Seitenansicht schon deutlich vom Dotter abgesetzt (vergl. SEMON Taf. 3, Fig. 28 *s*; Taf. XLV/XLVI, Fig. 3). Dieses Verhalten ist, wie namentlich der Vergleich der Medianschnitte (Taf. LIX/LX, Fig. 4, 5, 6) erkennen lässt, vor Allem durch zwei Momente bedingt: erstens, wie bereits bei der Besprechung des vorhergehenden Stadiums erwähnt wurde, durch die Längenzunahme des Hirnrohres und Breitenentwickelung seines vorderen Abschnittes (Bildung der Augen-

blasen); zweitens durch eine, unmittelbar unter der inneren Mundbucht erfolgenden Vorwölbung des Entoderms, die zur Bildung einer queren Falte führt, welche die Mundbucht von dem ventralen vordersten Ende der Urdarmhöhle, dem sogenannten ventralen Darmlumen (*v. D. l.*) abgrenzt. Wir wollen diese Falte, welche im Laufe der weiteren Entwickelung immer weiter vordringt und aus deren Zellmateriale die ventrale Wand des Kiemen- und Vorderdarmes, die Lungen- und Leberanlage hervorgehen, als Grenzfalte (*G. f.*) bezeichnen. Sie entspricht, um auch dies gleich hier vorwegzunehmen, der vorderen Darmpforte meroblastischer Formen und weist bei den anderen holoblastischen Anamniern ganz ähnliche Verhältnisse auf. — Das Ektoderm folgt dem Vordringen der entodermalen Falte nicht im gleichen Maasse, so dass an dieser Stelle zwischen den beiden Keimblättern ein kleiner Spalt entsteht.

An dem, nach Hinwegnahme des Ektoderms freiliegenden Mesoderm fällt an dem auf Taf. XLV/XLVI, Fig. 3 abgebildeten Modelle vor allem die zunehmende Ausbreitung an der Ventralseite des Embryos auf; immer enger schliesst sich sein Ring, an dessen Bildung auch der in die ventrale Blastoporuslippe eingelagerte peristomale Mesodermkeim regen Antheil nimmt. Schräg gegenüber der Trigeminusanlage ist das Mesoderm im Bereiche eines länglich ovalen Feldes von der ersten Schlundtasche durchbrochen. Caudal von dieser Schlundtasche bemerken wir in der auf Taf. XLV/XLVI, Fig. 4 abgebildeten Seitenansicht eine zweite, ihr parallel verlaufende Ausladung des Entoderms, die erste Anlage der zweiten Schlundtasche (*II. Schl. t.*), welche unter dem Hörgrübchen (*H. g.*) vortritt.



Fig. 60. Fig. 61.

Die Erhebung des Vorderkopfes über den Dotter ist bereits so weit vorgeschritten, dass ein durch die Augenblasen, senkrecht auf das Profil des Vorderkopfes geführter Querschnitt (Schnitt 60) die Wandung der entodermalen Mundbucht schon fast völlig isolirt trifft (Textfig. 60). Von beiden Seiten her schneidet eine der Concavität der entodermalen Grenzfalte entsprechende Spalte zwischen die ventrale Wand der entodermalen Mundbucht und der vorderen Wand des ventralen Darmlumens (*v. D. l.*) ein. Die Bildung des axialen Mesoderms hat noch nicht bis in die Ebene des vorliegenden Schnittes vorgegriffen, der Querschnitt durch die Wandung der entodermalen Mundbucht weist allenthalben denselben Bau auf. Die dorsale Wand der Mundbucht wölbt die ventrale Wandung des Hirnrohres etwas nach innen vor. Letzteres hat sich in diesem Bereiche vom Ektoderm noch nicht völlig losgelöst. Das vordere Ende des axialen Mesoblast erreicht der Schnitt 61, der mit dem Schnitte 46 durch den Embryo 27 zu vergleichen wäre. Die beiden, von der dorsalen Urdarmwand entspringenden Mesodermflügel breiten sich nach den beiden Seiten zwischen der vorderen Wand des ventralen Darmlumens und den Augenblasen bezw. dem Hirnrohre aus und nehmen caudalwärts an Umfang beträchtlich zu (Schnitt 62). Mit der Nahtstelle des Hirnrohres hängen zwei streifenförmige, paarig angelegte Zellcomplexe zusammen, deren erstes Auftreten wir bereits in den Schnitten 45, 48—52 bemerkt haben. Es ist der vordere Abschnitt (der

Trigeminusanlage s. l.), die wir nun bis in die Ebene des Schnittes 68 verfolgen können (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 3). Schon bei jüngeren Embryonen konnten wir uns ferner davon überzeugen, dass sich von der dorsalen Mesodermkante gegenüber dieser Ganglienanlage freie Mesodermzellen loslösen — und sich zunächst dorsalwärts gegen die Ganglienanlage zu ausbreiten (vergl. Schnitt 43, 45, 49, 50). Diese Zellen haben sich inzwischen beträchtlich vermehrt (vergl. Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 3); wir treffen sie bereits in der Ebene des Schnittes 62 an, der seiner Lage nach den Schnitten 47 und 40 entspricht. Sie haben sich in der Ebene der

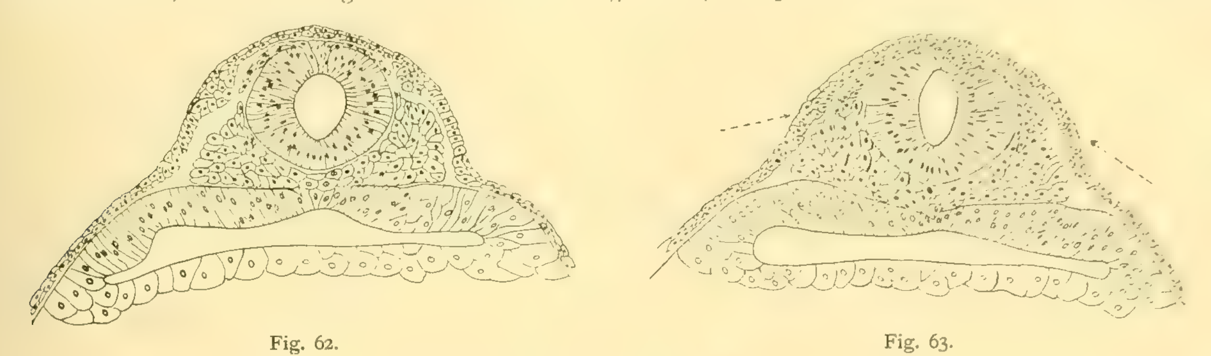


Fig. 62. Fig. 63.

Schnitte 43, 45, 51, 65 so dicht an die von der Dorsalseite her sich ausbreitenden ektodermalen Zellen der Ganglienleiste des Trigeminus herangeschoben, dass es streckenweise ganz unmöglich wird, die beiden Zellcomplexe gegen einander abzugrenzen (Textfig. 63). Vor allem deshalb, weil auch die noch indifferenten Elemente der Ganglienleiste eine spindelige Form besitzen und sich auch in ihrer ganzen Anordnung von jenen freien Mesodermzellen nicht unterscheiden. Es war mir also unmöglich, in den abgebildeten Schnitten mit Sicherheit eine scharfe Grenze zwischen den beiden Zellcomplexen festzustellen. Am ehesten wäre dies im Schnitte 63 ausführbar, in welchem die fraglichen Zellengruppen gerade im Begriffe sind, sich in einander bezw. an einander vorbei zu schieben. Vermuthlich dürfte die Grenze in der Verlängerung der gestrichelten Linien zu suchen sein (Textfig. 63). Dagegen erscheint das caudale Ende der Trigeminusanlage mit aller Deutlichkeit abgegrenzt, weil in diesem Bereiche sich von der dorsalen Mesodermkante noch keine freien Mesodermzellen abgelöst haben. Die Ausbreitung dieser Zellen ist aus der Pause der Taf. XLV/XVI, Fig. 3

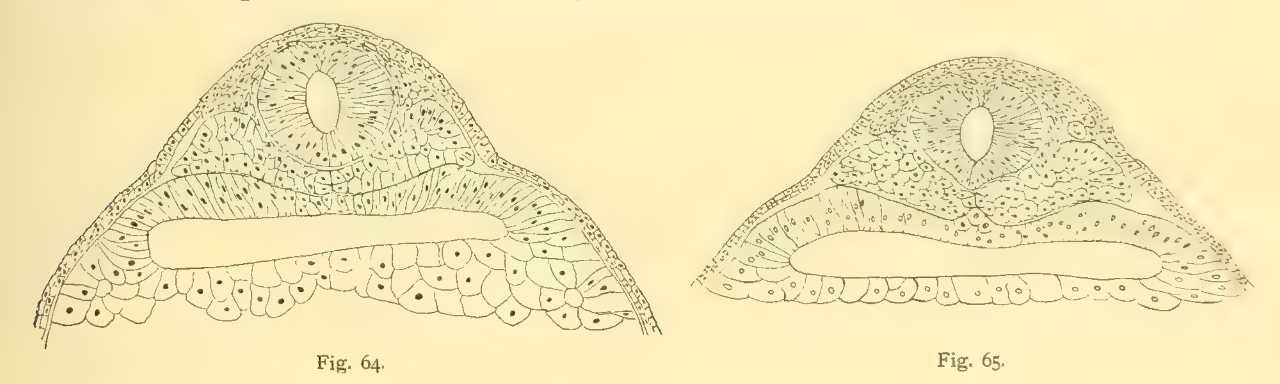


Fig. 64. Fig. 65.

zu ersehen. Die Mesodermflügel sind im Schnitte 61 noch annähernd bilateralsymmetrisch angeordnet, im Schnitte 63 hingegen sind deren Ursprungszonen einander so weit genähert, dass es den Anschein hat, als würden die beiden Mesodermflügel dorsomedian zusammenhängen und von einer einheitlichen dorsomedianen Verdickung der Urdarmwand ihren Ausgang nehmen, obwohl in früheren Stadien die beiden Ursprungszonen des Mesoderms auch in diesem Bereiche zu beiden Seiten einer einschichtigen dorsomedianen Zone gelegen waren. Auch der folgende Schnitt 64, in welchem die Mesodermflügel von ihrem Mutterboden

abgelöst erscheinen und in der Medianebene auf einander stossen, lässt die ursprüngliche Bilateralität der Mesodermanlage deutlich erkennen. Von dem an einer correspondirenden Stelle des Embryos 27 vorhandenen kielförmigen dorsomedianen Vorsprunge der Urwand (vergl. Schnitt 49b) ist nun mehr eine kleine Vorragung zu sehen. Caudalwärts nimmt dieser Fortsatz an Grösse zu, schiebt sich trennend zwischen die beiden Mesodermflügel ein (Schnitt 65) und geht schliesslich in die Chorda dorsalis über (Schnitt 66). Dieses Verhalten tritt

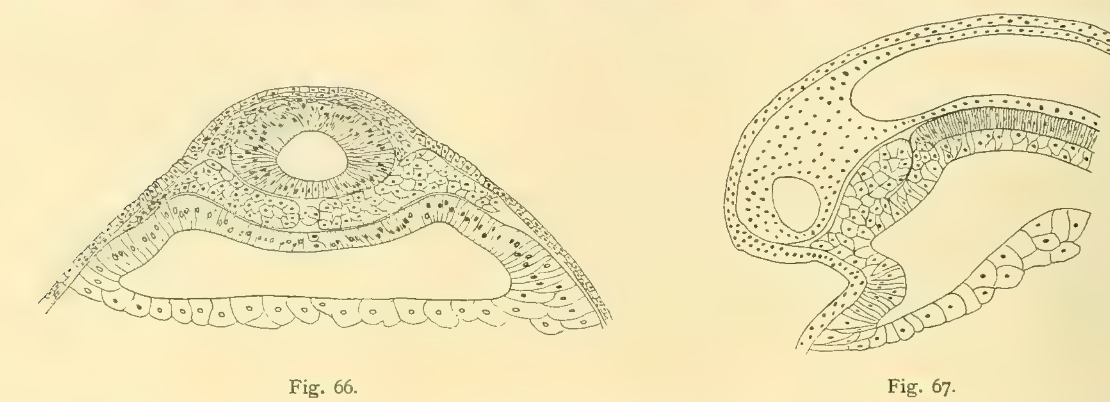


Fig. 66. Fig. 67.

besonders deutlich an einem medianen Sagittalschnitte (Schnitt 67) hervor, an welchem auch die scharfe Abgrenzung dieses vorderen Ausläufers in der Chorda dorsalis von den vor ihm gelegenen Mesodermflügeln hervorgehoben werden soll. Dass die letzteren in diesem Gebiete paarig angeordnet sind, und die einander benachbarten Zellen in der Medianebene auf einander stossen, lässt sich begreiflicher Weise an einem medianen Sagittalschnitte nicht erkennen. Wohl aber zeigt sich beim Vergleiche des Schnittes mit dem Schnitte 54, dass die von beiden Seiten und auch in caudocranialer Richtung erfolgende Abschnürung der Mesodermflügel weitere Fortschritte gemacht hat.

Die ersten Schlundtaschen haben, wie bereits bei der Besprechung der Seitenansicht des Modells erwähnt wurde (Taf. XLV/XLVI, Fig. 3), das vorgelagerte Mesoderm mit ihren dorsalen Abschnitten durchbrochen, ihre seitlichen Ränder berühren in diesem Bereiche (vergl. Schnitt 68) das Ektoderm, welches an dieser Stelle aus einer Schichte hoher, im Schnitte pallisadenförmig an einander gereihter prismatischer Zellen besteht (Textfig. 68).

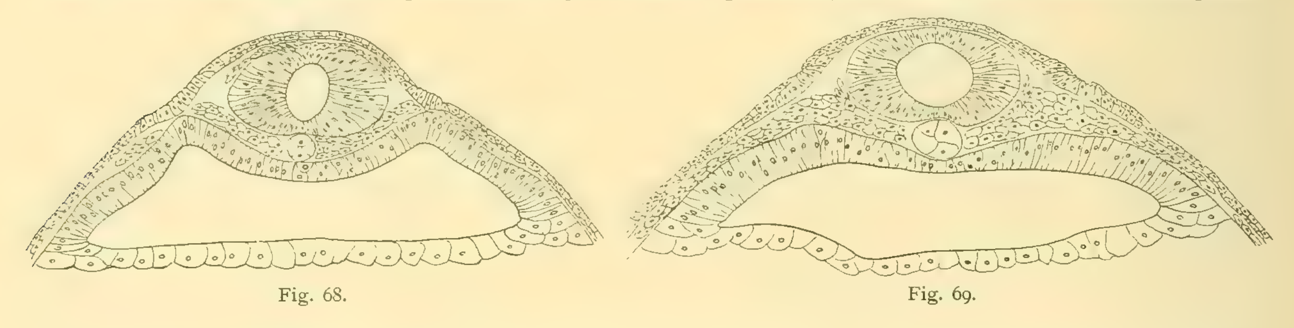


Fig. 68. Fig. 69.

Diese Zellen des Ektoderms gehören einer seitlichen Längszone desselben an, die im Bereiche der noch wenig vortretenden Ciliarplakode beginnt (Schnitt 62) und sich von da bis an die Hörplatte verfolgen lässt (Schnitt 69, 70). Im Bereiche der letzteren erscheint das einschichtige Ektoderm grübchenförmig eingesunken (Schnitt 70), es hat in der letzten Entwickelungsphase (vergl. Schnitt 53) eine erhebliche Oberflächenvergrösserung stattgefunden. Der Vergleich mit jüngeren Stadien lehrt, dass es im Bereiche dieser Zone überhaupt noch nicht zur Sonderung einer Sinnes- und Deckschichte gekommen ist (Textfig. 27), dass insbesondere die prismatischen, hohen Zellen, welche die Wand des Hörgrübchens sowie die Berührungsstelle mit der ersten Schlundtasche bilden, direct aus dem

indifferenten einschichtigen Ektoderm hervorgegangen sind. Da sich diese Zellen in die Sinnesschichte der benachbarten zweischichtigen Gebiete des Ektoderms fortsetzen, und, wie wir noch sehen werden, im Laufe der weiteren Entwickelung von deren Deckschichte überwachsen werden, so können wir wohl diese Zellen der Sinnesschichte zurechnen. Gegenüber der vorderen Hälfte des Hörgrübchens nimmt von der Nahtstelle des Hirnrohres die noch allseitig deutlich abgrenzbare Anlage des Acusticofacialis ihren Ursprung (Schnitt 70) und

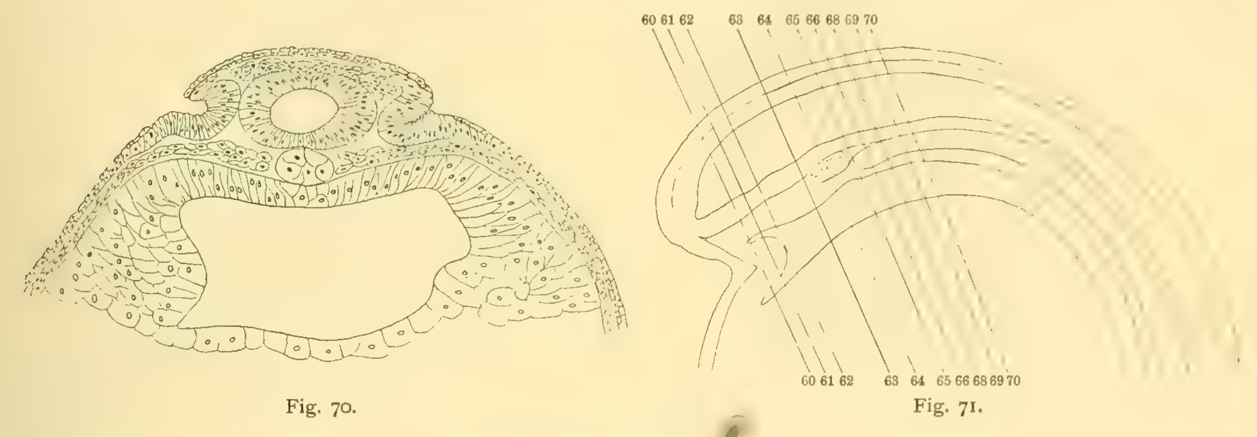


Fig. 70. Fig. 71.

etwas oral von der letzteren (Schnitt 69), beginnen sich bereits einige wenige freie Mesodermzellen von der dorsalen Kante der Mesodermflügel abzulösen (vergl. auch Pause der Taf. XLV/XLVI, Fig. 3), deren weitere Ausbreitung wir im nächsten Stadium verfolgen werden.

Im **Stadium 29** hat sich das Kopfende des Embryos schon in ganz markanter Weise über den Dotter erhoben (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 29). Diese Erscheinung ist in erster Linie auf das stete, intussusceptionelle Längenwachsthum des Hirnrohres zurückzuführen, welches auch die beginnende Einkrümmung desselben in der Mittelhirnregion zur Folge hat (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 6, Taf. LIX/LX, Fig. 7) — dass aber auch der Abschnürungsvorgang weitere Fortschritte gemacht hat, erkennt man beim Vergleiche der Abbildungen 4 und 6 der Taf. XLV/XLVI an der Vertiefung und seitlichen Verbreiterung der sogenannten Grenzfalte, deren Negativ sich im Ausgussmodell der Urdarmhöhle (Taf. LIX/LX, Fig. 7) als eine quere Furche repräsentirt. Die entodermale Wand dieser Falte zeigt ein sehr reges intussusceptionelles Wachsthum. Es erscheint nun das ganze Gebiet der entodermalen Mundbucht sowie der ersten Schlundtaschen von der Dotterzellenmasse, bezw. der Wand des ventralen Darmlumens gesondert, welches in unregelmässiger Weise ventral und zu beiden Seiten in die Dotterzellenmasse eingreift. Caudal von der ersten Schlundtasche bemerken wir nun auch am Ausgussmodelle (Taf. LIX/LX, Fig. 7) die Ausladung der zweiten Schlundtasche, die, wie die Seitenansicht des auf Taf. XLV/XLVI, Fig. 5 abgebildeten Modelles zeigt, das Mesoderm bereits durchbrochen hat. Die vordere Wand der entodermalen Mundbucht spitzt sich schnabelförmig zu und schiebt sich keilförmig zwischen das Ektoderm und vordere Ende des Hirnrohres vor, welches sich vom ersteren noch nicht völlig abgelöst hat. Das Entoderm hält also am vorderen Kopfabschnitte bei seinem Längenwachsthum nicht gleichen Schritt mit dem Hirnrohre. Dieser Umstand dürfte wohl eine unmittelbare Veranlassung zur Entstehung jener Einkrümmung in der Mittelhirnregion sein, welche im Laufe der weiteren Entwickelung immer mehr zunimmt.

Das Mesoderm lässt nur mehr einen verhältnissmässig kleinen Abschnitt der Ventralseite des Embryos frei — nämlich die ventrale Wand der entodermalen Mundbucht und die ventralen Abschnitte der Grenzfalte, sowie der Dotterzellenmasse. Die seitlichen, ventral von den zweiten Schlundtaschen gelegenen Ausläufer der Grenzfalte werden von den axialen Mesodermflügeln vollkommen überlagert. — Die dorsale Begrenzung des

unsegmentirten vorderen Abschnittes der letzteren verläuft in einer wellenförmigen Linie und weist im Bereiche des Hörgrübchens, sowie der Trigeminusanlage leichte Einsenkungen auf. An der letzteren macht sich bereits die Sonderung in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt bemerkbar. Die Dorsalsegmente sind um ca. 2 Paare vermehrt. In dem seitlich an die Dorsalsegmente anschliessenden Mesoderm ist vom 5. Segmente angefangen, eine continuirliche, leistenförmige solide Verdickung aufgetreten (vergl. Taf. XLV/XLIV, Fig. 6 *V.n.*), die gegenüber des 5. und 6. Segment deutlicher vortritt und weiter caudalwärts allmählich verstreicht. Diese an dem noch continuirlichen Uebergange der Dorsalsegmente in die Seitenplatten aufgetretene Bildung repräsentirt die erste Anlage der Vorniere.

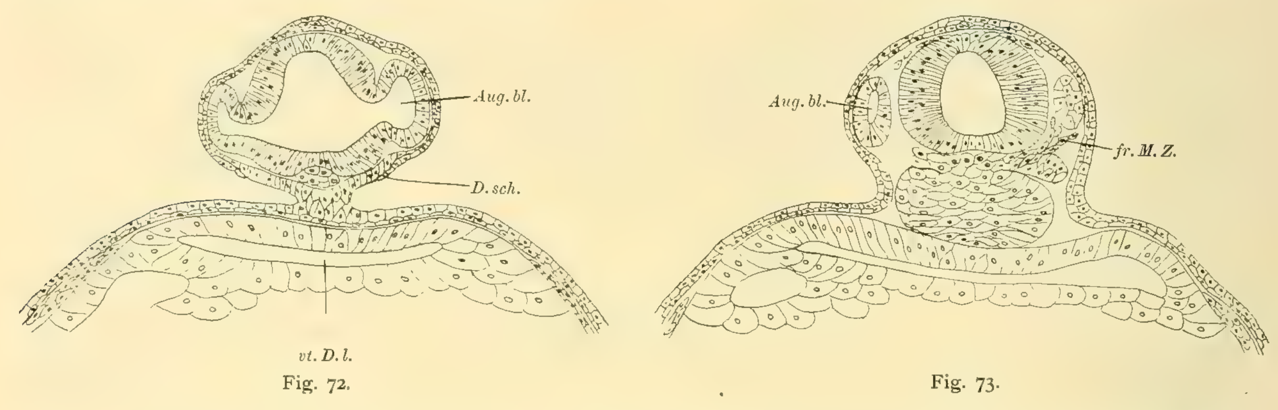


Fig. 72. Fig. 73.

Die schnabelförmige Ausdehnung des oralen Abschnittes der Urdarmwand (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 7) erscheint auf Querschnitten (vergl. Schnitt 72) als eine biconvex begrenzte, solide Zellgruppe zwischen der ventralen Wand des Hirnrohres und dem in dieser Region noch einschichtigen Ektoderm eingeschoben, welch' letzteres an der lateralen und dorsalen Seite des Vorderkopfes zweischichtig ist. Gerade unter dem Augenblasenstiel hört jedoch die Deckschichte (*D. sch.*) beiderseits ganz unvermittelt auf, während sich die Sinnesschichte in eine aus etwas höheren Zellen bestehende Schichte fortsetzt, welche die ventrale Wand des Hirnrohres und jene Ausladung der entodermalen Mundbucht überkleidet. Die Begrenzung der Deckschichte ist so prägnant, dass auch in der Ventralansicht des Kopfes (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 29) der einschichtige Teil des Ektoderms sich deutlich von dem benachbarten zweischichtigen Bezirke unterscheiden lässt. SEMON bezeichnete die durch den Mangel der Deckschichte hervorgerufene, unmittelbar unter den Augenblasen gelegene leichte Einsenkung der Oberfläche als Geruchsgrübchen, ein Terminus, dessen Anwendung mir insofern etwas verfrüht erscheint, als in diesem Stadium die Ausbildung des Geruchsorganes noch nicht begonnen hat und im Laufe der weiteren Entwickelung nur ein Theil des noch sehr ausgedehnten, der Deckschichte entbehrenden, eigentlich noch indifferenten einschichtigen Bezirkes des Ektoderms, die Riechplakode liefert. — Der Schnitt 73 trifft den Embryo rechterseits gerade durch den hinteren Pol der caudalwärts sich verwölbenden Augenblase, am vorderen Ende der Mesodermflügel. In der Umgebung der Augenblasen finden sich einige zerstreute freie Mesodemzellen. Die in der Mitte etwas eingesunkene epitheliale, orale Wand des ventralen Darmlumens liegt der Wand der entodermalen Mundbucht

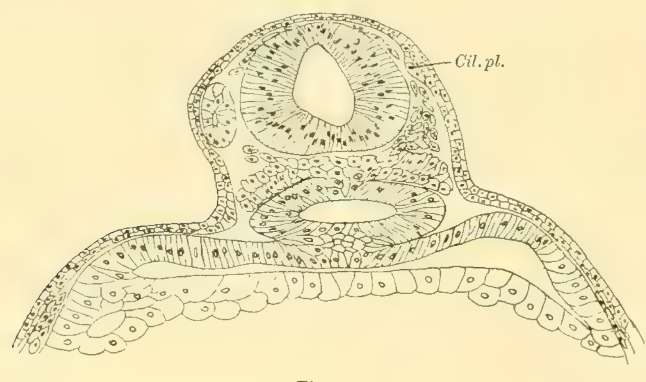


Fig. 74.

innig an. Zwischen die beiden Wandabschnitte senkt sich zu beiden Seiten das Ektoderm ein. — Die entodermale Mundbucht eröffnet der folgende Schnitt 74 (Textfig. 74), welcher mit dem Schnitte 61 durch den Embryo 28 zu vergleichen wäre. Die in beiden Schnitten etwas verschiedene Einstellung der Augenblasen erklärt sich zum Theil aus dem raschen intussusceptionellen Längenwachsthum des Hirnrohres, dessen vorderes Ende die caudalwärts sich verwölbenden Augenblasen ein wenig mit sich zieht. Zwischen dem Mesoderm und der Urdarmwand greift von beiden Seiten her eine tiefe Spalte ein, so dass die Abschnürung der Mesodermflügel schon bis nahe an deren vorderes Ende erfolgt ist. Von der dorsalen Kante der Mesodermflügel

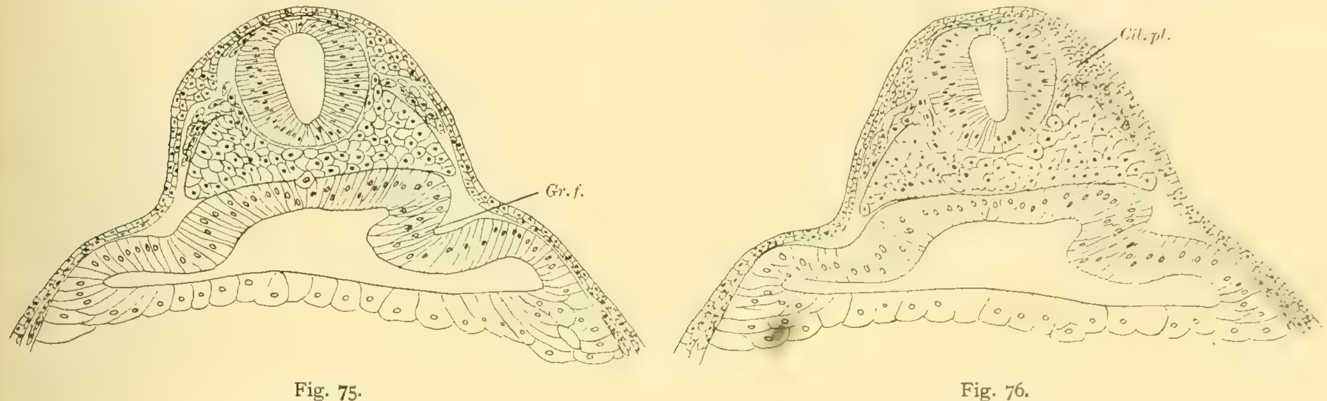


Fig. 75. Fig. 76.

sondert sich ein dichter Schwarm lose an einander gefügter spindelförmiger Zellen, die den hinter den Augenblasen befindlichen Raum vollkommen ausfüllen (vergl. Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 5). Wir begegnen ihnen auch in den folgenden Schnitten (Textfig. 75), von denen der nächste (Schnitt 75) bereits die seitlichen Ausläufer der entodermalen Grenzfalte trifft. Der Schnitt entspricht seiner Lage nach dem Schnitte 62 vom Embryo 28. Beim Vergleiche der beiden Schnitte zeigt sich, dass sich die freien Mesodermzellen auch auf die Aussenseite der Mesodermflügel ausgebreitet haben, von deren dorsomedianen Abschnitten sie ihren Ursprung nahmen. Letztere sind schon bis auf eine schmale Zellbrücke, von der Urdarmwand abgeschnürt und gehen in der Medianebene direkt in einander über. Der folgende Schnitt 76 zeigt das Mesoderm vollkommen von der Darmwand abgeschnürt, auch die leichte dorsomediane Einsenkung an der Stelle des früheren Zusammenhanges ist verstrichen (Textfig 76). Es schiebt sich nun zwischen die Darmwand und das Hirnrohr ein scheinbar einheitlicher mesodermaler Zellcomplex ein, der zu beiden Seiten das Gebiet der entodermalen Grenzfalte noch nicht erreicht und an seiner Aussenseite von freien Mesodermzellen überlagert ist. Etwas weiter caudal, im Schnitte 77, zieht durch das Mesoderm eine feine mediane Grenzlinie hindurch, so dass es deutlich in zwei Hälften geschieden erscheint. Es bestehen hier ganz ähnliche Verhältnisse wie im Schnitte 64 (Textfig. 64), nur mit dem einen Unterschiede, dass die beiden Mesodermflügel an Umfang beträchtlich zugenommen haben. Der Schnitt trifft die entodermale Grenzfalte an ihren seitlichen Enden, die bereits von den Mesodermflügeln überlagert werden. Letztere erscheinen im Schnitte nur durch einen

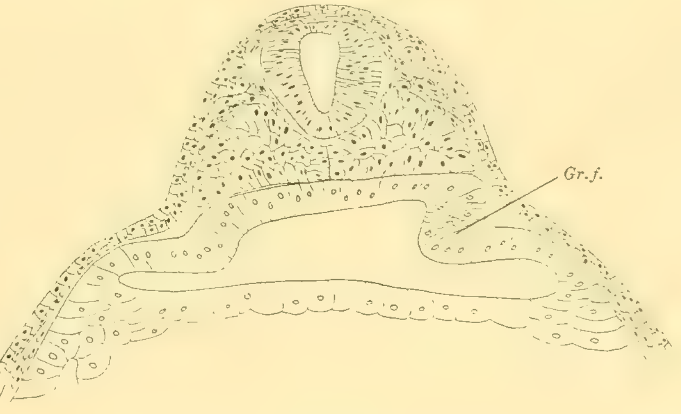


Fig. 77.

kleinen Zwischenraum von den ventralen Rändern des Rumpfmesoderms getrennt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 5). Die freien Mesodermzellen breiten sich an der Aussenseite der Mesodermflügel sowie des Hirnrohres zwischen diesem und jener plakodenartigen Verdickung der Sinnesschichte des Ektoderms, der Ciliarplakode (*Cil. pl.*) aus, die knopfförmig und von der Umgebung deutlich abgesetzt, nach innen zu vorspringt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 5 *Cil. pl.*). Die paarige Anordnung des Mesoderms tritt nun an allen folgenden Schnitten deutlich in Erscheinung, so z. B. im Schnitt 78, in welchem sich ebenso wie im Schnitte 65, zwischen den beiden Mesodermflügeln eine kleine Vorragung der dorsalen Darmwand bemerkbar macht, die einen Rest der ursprünglichen Verbindung der Chorda dorsalis mit der dorsalen Urdarmwand, bezw. dem Chordablastem darstellt. Diese Verbindung hat sich inzwischen gelöst, so dass die Chorda dorsalis nunmehr ein freies, etwas zugespitztes vorderes Ende besitzt[1]), welches zwischen die beiden Mesodermflügel einragt (vergl. Schnitt 78—81). Das relative Längenwachsthum des vorderen Chordaendes hat damit sein Ende erreicht. — Der Schnitt 79 ist durch den etwas verschmälerten mittleren Abschnitt der Trigeminusanlage gelegt, die ihre Verbindung mit der Nahtstelle des Hirnrohres bereits gelöst hat und an die Seitenfläche desselben gerückt ist. In ihrer Nachbarschaft finden sich zahlreiche freie Mesodermzellen, deren Verbreitung aus der Pause zur Taf. XLV/XLVI, Fig. 5 zu ersehen ist (Textfig. 80). Der hintere Rand der zellreichen Trigeminusanlage (vergl. Schnitte 80, 82) wird, wie im vorhergehenden Stadium, von den freien Mesodermzellen nicht überlagert und ist daher gegen die Umgebung deutlich abgegrenzt. Die Zellen der Trigeminusanlage sind dichter an einander gefügt, der ganze Complex erscheint an Querschnitten kommaförmig gestaltet.

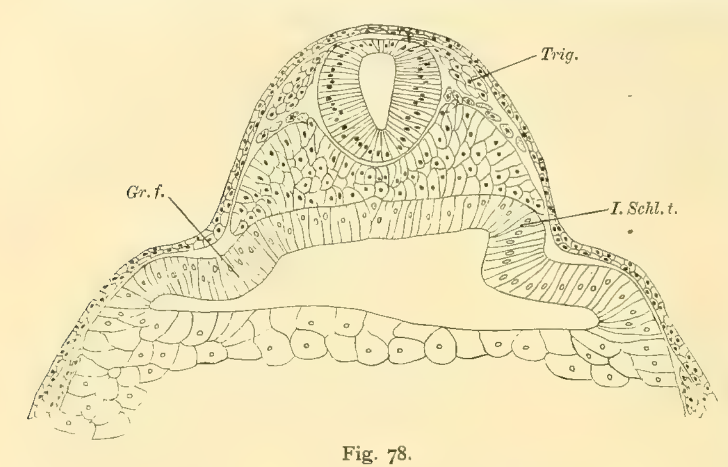
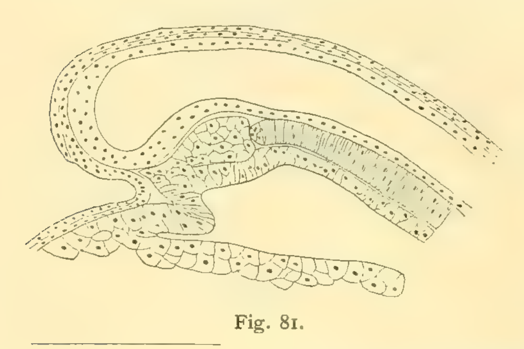


Fig. 78.


Fig. 79. Fig. 80.


Fig. 81.

1) In der Abbildung 7 und 9 der Taf. LIX/LX ist das vordere Chordaende durch ein Versehen nicht zur Darstellung gekommen.

Die Sinnesschichte des Ektoderms erscheint nun gegenüber den vorderen Abschnitten der ersten Schlundtaschen von der Deckschichte überkleidet (vergl. Schnitt 79). Im Bereiche ihres dorsalen Abschnittes hingegen liegt die letztere frei zu Tage (vergl. Schnitte 80, 82) und wird von einer einfachen Lage hoher, nach innen zu vorspringender prismatischer Zellen gebildet. Caudal von der ersten Schlundtasche ist beiderseits eine zweite faltenartige Erhebung der einschichtigen, epithelialen Darmwand aufgetreten, die Anlage der zweiten Schlundtasche (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 6, Schnitt 82, 83), die erst in ihren dorsalen Abschnitten das Mesoderm durchbrochen hat. An der Durchbruchstelle zeigt das unmittelbar anliegende Ektoderm eine ähnliche Beschaffenheit, wie im Bereiche der dorsalen Abschnitte der ersten Schlundtasche. Die verdickte, nach innen zu vortretende Sinnesschichte liegt frei, die Deckschichte erscheint unterbrochen. Die in Folge des Fehlens der Deckschichte des Ektoderms etwas eingesunkene, den Berührungszonen der Schlundtaschen entsprechenden Stellen lassen sich bei geeigneter Beleuchtung auch an der äusseren Oberfläche der Embryonen erkennen und erscheinen als äussere Visceralfurchen. Durch die dorsal- und seitwärts vortretenden Schlundtaschen wird nun die Chorda dorsalis in der Seitenansicht der auf Taf. XLV/XLVI, Fig. 6 und Taf. LIX/LX, Fig. 7 abgebildeten Modelle fast völlig verdeckt. Eine Linie, welche die oberen, dorsalen Enden der ersten Schlundtaschen mit einander verbindet, trifft die Chorda an ihrer dorsalen Begrenzung. Die Ausladungen der ersten Schlundtaschen laufen ventralwärts gegen die innere Mundbucht aus.

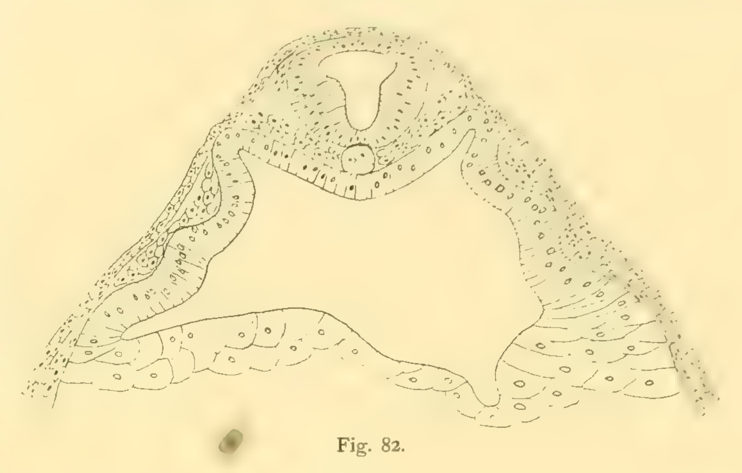


Fig. 82.

Die Schlundtaschen entstehen ebenso wie die vordere Grenzfalte durch ein lokalisirtes intussusceptionelles Flächenwachsthum der aus hohen pallisadenförmig aneinander gereihten Zellen bestehenden einschichtigen Darmwand (vergl. Schnitte 83—91). Diese Oberflächenvergrösserung findet an einem Abschnitte der Urdarmwand statt, der schon bei der Gastrulation die der Hirnplatte zugekehrte Decke der Urdarmhöhle gebildet und bei der Längenzunahme des Vorderkopfes durch intussusceptionelles Wachsthum erheblich nach vorn verlängert hat. Diese epithelialen, vom invaginirten dorsalen Abschnitte des Entodermfeldes der Blastula stammenden seitlichen und vorderen Wände der Urdarmhöhle sind den mit ihnen in unmittelbarem Zusammenhange stehenden oberflächlichen, das Lumen begrenzenden Elementen der Dotterzellenmasse ihrer Herkunft nach vollkommen gleichwerthig. Die letzteren repräsentiren den ventralen Abschnitt des invaginirten Entodermfeldes der Blastula (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1), von welchem sich der grösste Theil der Dotterzellenmasse nach innen abgefurcht hat. Ein kleinerer Theil der letzteren stammt von dem invaginirten dorsalen Abschnitte des Entodermfeldes, ferner von dem gleichfalls invaginirten

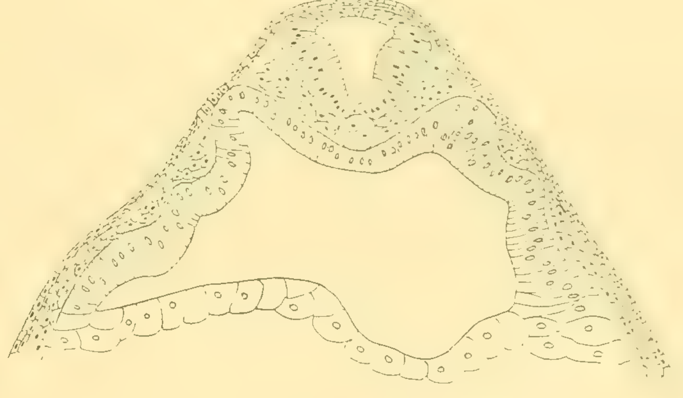


Fig. 83.

Chordablastem und den axialen Mesodermkeimen. Er hat sich aber schon frühzeitig von diesen losgelöst, und ist bei der Invagination nach vorn verschoben worden (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 19—23). Die Elemente der oberflächlichen Entodermlage der Dotterzellenmasse weisen, wie die Querschnitte zeigen, dieselbe Beschaffenheit auf, wie die grossen Dotterzellen. Sie sind gegen das Lumen zu plan begrenzt, im Uebrigen durch gegenseitigen Druck polyedrisch gestaltet, reich mit Dotterblättchen beladen. Im Bereiche der zwischen den Seitenwänden und dem Boden der Urdarmhöhle einspringenden Winkel gehen sie ziemlich



Fig. 84. Fig. 85.

unvermittelt in das epitheliale Gefüge dieser seitlichen und vorderen Wandabschnitte über. Es wurde bereits oben darauf hingewiesen, dass die oberflächliche Entodermanlage der Dotterzellenmasse der ventralen Wand des *Amphioxus*-Darmes entspricht (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 19—23 mit Fig. 7—13).

Auch in der vor dem bereits in Abschnürung begriffenen Hörbläschen gelegenen Region des Embryos ist es an den dorsomedialen Abschnitten des Mesoderms zur Abspaltung freier Mesodermzellen gekommen, die sich an der Vorderseite des Hörbläschens bis gegen die Anlage des Acusticofacialis verschieben (vergl. Schnitte 83, 84), sowie die Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 5). Caudal von dem Hörbläschen ist gleichfalls eine noch kleine Gruppe freier Mesodermzellen aufgetreten (vergl. Fig. 86), die von der dorsalen Kante des hinter der Hörblase gelegenen Abschnittes des unsegmentirten Mesoderms abstammen und sich zur Anlage des Glossopharyngeus-vagus ganz ähnlich verhalten, wie die vorderste Gruppe freier Mesodermzellen zur Trigeminusanlage (vergl. Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 5). Im Medianschnitte 87 sind die Ebenen der vorbesprochenen Schnitte approximativ angegeben[1]).

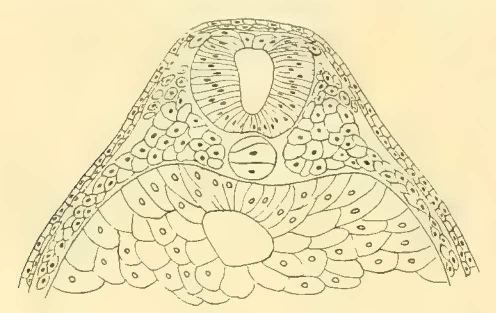


Fig. 86.

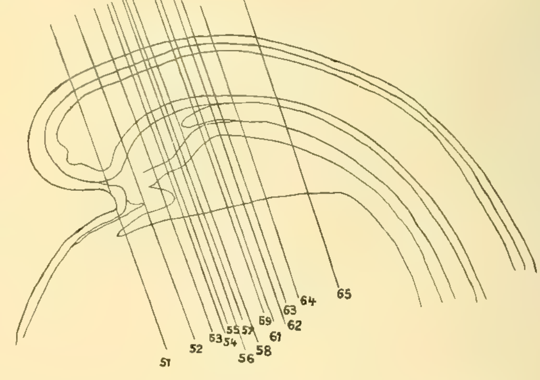


Fig. 87.

1) In Folge nachträglicher Einschübe sind die betreffenden Ziffern um 21 Nummern zurück. Es entspricht also:

No. 51 — 72	No. 55 — 76	No. 58 — 79	No. 62 — 83
„ 52 — 73	„ 56 — 77	„ 59 — 80	„ 63 — 84
„ 53 — 74	„ 57 — 78	„ 61 — 82	„ 64 — 85
„ 54 — 75			

An einem Medianschnitte durch den distalen Körperabschnitt (vergl. Fig. 88) erscheint nun die oberflächliche Schichte des Ektoderms vom Neuralrohre und dem terminalen, axialen Keimbezirke abgespalten, so dass die unmittelbare, dorsale Begrenzung des Urmundes nicht mehr wie die früheren Stadien (vergl. Schnitt 59) von der dorsalen Urmundlippe oder dem mit dieser identischen axialen Keimbezirke, sondern von einer einfachen Ektodermschichte gebildet wird. Diese geht am Medianschnitte unmittelbar in die solide Stammzone des Medullarrohres über, welches, wie bereits oben erwähnt, nicht als Rohr, sondern als solides Gebilde nach vorn apponirt wird. Das Lumen beginnt erst weiter proximal (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 7). Es hat sich also eine Sonderung der terminalen Appositionszone (des axialen Keimbezirkes) vom Blastoporus vollzogen, der sich in den folgenden Entwickelungsstadien zum After umwandeln wird. Die Abspaltung des Ektoderms von der Stammzone des Medullarrohres ist nur gewissermaassen das äusserlich wahrnehmbare Phänomen einer Erscheinung, die bei anderen Wirbelthierformen, deren Medullarwülste sich bis an ihr distales Ende mit ihren freien Rändern aneinander legen und zum Rohre schliessen, in viel auffälligerer Weise zu Tage tritt.

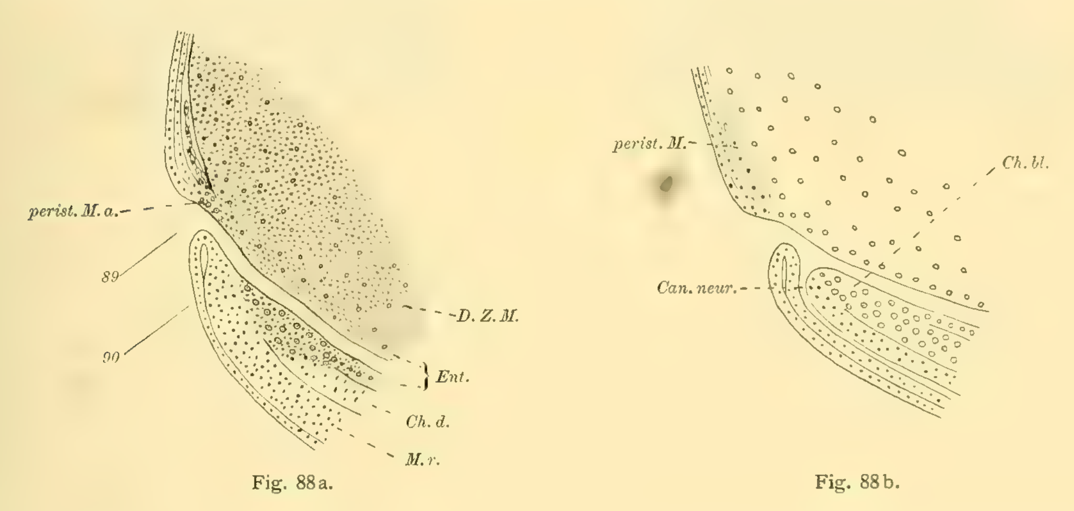


Fig. 88a. Fig. 88b.

Würde dies auch bei *Ceratodus* der Fall sein, dann würde das in Fig. 88b dargestellte Verhalten resultiren, es würde zur Bildung eines sogenannten Canalis neur(o)entericus kommen. Es würde die Erhebung und Vereinigung der Medullarwülste auch auf den distalsten, am Urmundrande in die axialen Mesodermkeime umbiegenden Abschnitt des Ektoderms übergreifen und es würde auf diese Weise zwischen dem Medullarrohre und der Urdarmhöhle durch einen bei seinem ersten Auftreten ganz kurzen Rohrabschnitt eine Verbindung hergestellt werden (Prostomanaht). Die proximale Wand dieses Canalis neurentericus würde vom Chordablastem und die seitlich an dieses anschliessenden hinteren Enden der axialen Mesodermkeime, die distale Wand nach erfolgter Ablösung der beiden median vereinigten Ektodermblätter von einem Ektodermabschnitte gebildet werden, der proximalwärts in die dorsale Wand des Neuralrohres übergeht, distalwärts aber, am dorsalen Afterrande in die äussere Körperdecke sich umschlägt. Mit diesem Vorgange wird die Bildung des Afters eingeleitet. — Der ventrale Urmundrand verhält sich in diesem Entwickelungsstadium noch ebenso wie im vorhergehenden Stadium, der peristomale Mesodermkeim ist in reger Proliferation begriffen. Ein Durchschnitt durch die seitlichen Ränder des Urmundes (Textfig. 89) zeigt ebenfalls den peristomalen Mesodermkeim in voller Tätigkeit. Am Ektoderm macht sich eine den Urmund ringförmig umgebende faltenartige Vorwölbung bemerkbar, die auch an der äusseren Oberfläche deutlich in Erscheinung tritt (vergl. Semon, Taf. 4, Fig. 29). Diese wulstförmige Erhebung wird also nicht etwa durch das peristomale Mesoderm hervorgerufen. Letzteres ist an seinem Ursprunge allerdings mehrschichtig, peripherwärts verdünnt es sich aber rasch zu einer einschichtigen Lage, die dann den Randstreif der axialen Meso-

dermflügel bildet. — Der Schnitt 90 ist mit dem Schnitte 57 vom Stadium 27 zu vergleichen. Er ist durch das Proliferationscentrum der dorsalen Urmundlippe geführt, welches den Keim für das Neuralrohr, die Chorda und die axialen Mesodermflügel darstellt. Die beiden Schnitte unterscheiden sich vor allem dadurch, dass die Ablösung des Ektoderms von der Anlage des Neuralrohres bezw. der terminalen Wachsthumszone bereits in ganzer Ausdehnung vollzogen erscheint. In Folge dieses Umstandes tritt die dorsale Urmundlippe nicht mehr, wie in früheren Stadien, frei an der Oberfläche des Keimes zu Tage. Es musste daher an dem auf Taf. LVII/LVIII, Fig. 7 abgebildeten Modelle das oberflächliche Ektoderm abgetragen werden. Das Modell zeigt ferner das hintere Ende des axialen Mesodermkeimes in seinem unmittelbaren Zusammenhange mit dem hufeisenförmig gestalteten peristomalen Mesodermkeim (*a.M.u.*, *p.M.u.*).

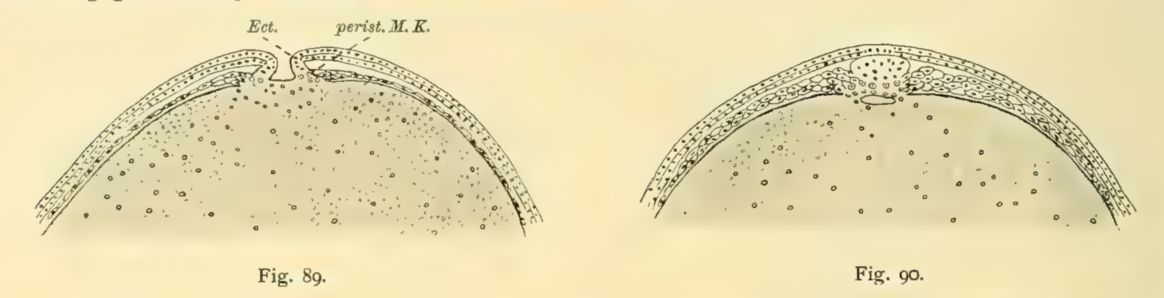


Fig. 89.

Fig. 90.

In diesen Stadien vollzieht sich in der Längenentwickelung des Keimes eine Aenderung, die auch in der äusseren Gestalt, insbesondere aber an medianen Sagittalschnitten deutlich erkennbar ist. Im Bereiche des caudalen Drittels des Embryo zeigt sich eine mit der Längenentwickelung in gleichem Maasse zunehmende Ausbauchung der Körperaxe sowie der äusseren Contour des Embryos, während die Urmundregion sich dem Gebiete der Grenzfalte nur wenig nähert, jedenfalls nicht in einer Weise, die der auch in der Vermehrung der Dorsalsegmente zum Ausdruck kommenden Längenzunahme entspricht. Der Widerstand der von beiden Seiten zusammengeschobenen Dotterzellenmasse hat offenbar dazu geführt, dass der proximalwärts fortwährend die Axengebilde des Embryos apponirende, terminale axiale Keimbezirk nur ganz wenig gegen das Kopfende des Keimes zu vorrückt, nahezu stationär bleibt, zu einem Punctum fixum wird. Die von ihm apponirten Theile weichen proximalwärts zurück und verursachen eine im caudalen Körperdrittel immer stärker hervortretende Krümmung der Körperaxe. Es ist möglich, dass der erste Anstoss zu dieser Erscheinung durch die Dotterzellenmasse gegeben wurde, die in dem Maasse, als sie von der caudalen und cranialen Seite her zusammengeschoben wurde, dorsalwärts ausweichen musste. — Jedenfalls wird aber die dorsale Urmundlippe (die terminale Appositionszone) auf diese Weise gewissermaassen entlastet, da sie den Widerstand der Dotterzellenmasse nicht mehr zu überwinden braucht. Zweifellos wird auch bereits in früheren Stadien bei der durch die Dotteransammlung behinderten Längenentwickelung des Keimes dieser Ausweg benützt, doch scheint bisher die Längenzunahme des Körpers doch hauptsächlich in distaler Richtung gegen die Aequatorialzone zu sich vollzogen zu haben (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 20—23). Dafür spricht der Umstand, dass die Entfernung zwischen dem Blastoporus und dem Kopfende bisher immer geringer geworden ist (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 1—7). Zum mindesten ist die Ventralseite in ihrer Längenentwickelung in Folge der Behinderung durch die Dotterzellenmasse erheblich zurückgeblieben.

Die dadurch bedingte Zusammenkrümmung des Embryos erreicht nun in den Stadien 29—30 ihr Maximum. Schon im vorliegenden Stadium greift die zum Theil entlastete terminale Wachsthumszone der dorsalen Urmundlippe nicht mehr auf die dorsolateralsten Abschnitte des Urmundrandes über. Nach erfolgter Ablösung der oberflächlichen Ektodermschichte zieht sie sich immer mehr vom seitlichen Urmundrande zurück und gewinnt nun wieder jene dorsale Anordnung, die sie am Beginne der Gastrulation aufwies und bei Formen, deren Längen-

entwickelung sich unbehindert in caudaler Richtung vollziehen kann (z. B. *Amphioxus*), auch während der ganzen Entwickelung bewahrt.

In der eben beschriebenen Entwickelungsphase ist die Anlage des axialen Mesoderms im Kopfgebiete einem gewissen Abschlusse nahe und es ergiebt sich nunmehr die Frage, wie die Modificationen, welche dieser Process in der prächordalen Region erfährt, beim Vergleiche mit den charakteristischen Entwickelungsvorgängen, die sich in der chordalen Region abspielen, zu beurtheilen sind. In der That weisen die Bilder, welche uns Querschnitte durch die beiden Regionen bieten (beispielsweise Schnitt 80 und 76), auf den ersten Blick anscheinend erhebliche Unterschiede auf, die jedoch in der Serie einander nicht unvermittelt gegenüberstehen. — Es wurde bereits oben darauf hingewiesen, dass die erste Anlage des axialen Mesoderms auf der ganzen Strecke, bis in das Gebiet der entodermalen Mundbucht, sowohl in der späteren chordalen wie prächordalen Region in derselben Weise erfolgt (vergl. Schnitt 18 mit 19, 24, 30). Es entsteht durch eine circumscripte Proliferation der dorsalen Urdarmwand, im Bereiche zweier bilateralsymmetrisch angeordneter Ursprungszonen, die eine schmale, epitheliale, dorsomediane Zone zwischen sich fassen. Die Unterschiede, welche sich in beiden Regionen ergeben, sind vor allem durch die verschiedene Differenzirung dieser dorsomedianen Zone des Chordablastems bedingt. Während sich diese bis in das Gebiet der Trigeminusanlage, etwa bis an die Ebenen der Schnitte 18, 26, 32, 16, 45, 51, 66, 80, zu einer typischen Chorda dorsalis entwickelt, in dem sie als Chordablastem (Chordaentoblast) nach Abschnürung der axialen Mesodermflügel von den benachbarten Entodermzellen unterwachsen wird und sich dann von diesen sondert, wird dieser Process in der prächordalen Region nur in seinen ersten Phasen durchlaufen. Es kommt wohl noch zur Bildung einer dorsomedianen Rinne (vergl. Schnitt 25 und 42), jedoch nicht mehr zu einer völligen Unterwachsung der dorsomedianen Zone, die schon in dem unmittelbar an die Chorda anschliessenden Gebiete augenscheinlich im Wachsthum zurückbleibt und jenen kielförmigen Vorsprung der Urdarmwand bildet, in welchen die Chorda dorsalis ausläuft, sich gewissermaassen in ihn verjüngend. Dieser kielförmige Vorsprung wird oralwärts immer kleiner und verschwindet schliesslich vollkommen. Es lässt sich also Schritt für Schritt eine nach vorn zu fortschreitende Verschmälerung, eine Reduction der dorsomedianen Zone, des Chordablastems nachweisen, die zu einer Zeit erfolgt, in welcher der vordere Darmabschnitt ein erhebliches intussusceptionelles, relatives Längenwachsthum aufweist; ihre unmittelbare Folge ist das Zusammenrücken und die schliessliche Vereinigung der seitlich angrenzenden axialen Mesodermkeime, die Entstehung einer scheinbar einheitlichen, dorsomedianen Ursprungszone des Mesoderms im vorderen Kopfgebiete, woselbst das Mesoderm ursprünglich ebenfalls paarig angelegt wurde (vergl. Schnitte 30, 31, 41, 47, 48, 63). In dem Maasse, als sich die Chorda nach vorn zu verjüngt, bezw. ihre Ausbildung unterbleibt, nähern sich auch die von ihrem Mutterboden abgeschnürten Mesodermflügel, bis sie schliesslich in der Medianebene auf einander stossen und die Darmwand, insbesondere jenen kielförmigen Vorsprung derselben, vom Hirnrohre abdrängen (vergl. Schnitte 49, 50, 65, 78, 64, 77). Sie sind aber in dieser Region noch paarig angeordnet und lassen so die ursprüngliche Bilateralität ihrer Anlage erkennen. Weiter vorn aber, wo die Reduktiou des Chordablastems zu einer Zeit erfolgt, wo die Mesodermflügel noch mit ihrem Mutterboden zusammenhängen, lösen sich diese von der einheitlich gewordenen dorsomedianen Ursprungszone als ein scheinbar einheitlicher breiter Zellcomplex los, der sich wie ein querer Riegel zwischen das Entoderm und die Hirnwand einschiebt und keinerlei Spuren seiner ursprünglichen Bilateralität erkennen lässt (vergl. Schnitte 41, 47, 63, 48, 75, 76). In dieser Weise vollzieht sich der Process in späteren Stadien auch in dem vordersten, aus der Wand der entodermalen Mundbucht hervorgehenden Abschnitte des axialen Mesoderms, aus welchem sich im Laufe der weiteren Entwickelung die Ciliarhöhlen und ihr sogenannter Verbindungsstrang entwickeln. Dieser Zustand, dem eine bilateralsymmetrische Anlage des Mesoderms voranging, ist demgemäss als ein secundäres Verhalten zu bezeichnen. — So sehen wir

also, dass die oralwärts fortschreitende Reduction des Chordablastems derjenige Factor ist, welcher jene Unterschiede im Verhalten des chordalen und prächordalen Abschnittes des axialen Mesoblasts hervorruft.

Es wäre noch die Frage zu erörtern, ob die geschilderten Verhältnisse des prächordalen Mesoderms nicht auch durch die Annahme erklärt werden könnten, dass sich die in der Fortsetzung der Chorda dorsalis bezw. des Chordablastems gelegene dorsomediane Zone der Urdarmwand im Vorderkopfgebiete als solche an der Bildung des Mesoderms betheilige — etwa in der Weise, dass die Proliferation der Urdarmwand allmählich von den paarigen Ursprungszonen des Mesoderms auf die zwischenliegende dorsomediane Zone übergreifen würde, die dann nicht der Reduction verfiele, sondern in der Mesodermbildung aufgehen würde. Wenn diese Annahme zuträfe, dann müsste wohl das von dieser dorsomedianen Zone sich abschnürende Mesoderm mit dem sich von der Darmwand ablösenden Zellmateriale des Chordablastems zusammenhängen, es müsste sich die Chorda dorsalis oralwärts in das prächordale Mesoderm fortsetzen. Dies ist aber, wie die Sagittalschnitte 67 und 81 lehren, thatsächlich nicht der Fall; sowohl der orale Ausläufer der Chorda (Schnitt 67), wie das abgeschnürte vordere Chordaende selbst (Schnitt 81) erscheinen scharf gegen das prächordale Mesoderm abgegrenzt. — Wie käme ferner, wenn die obige Annahme richtig wäre, die paarige Anordnung der Mesodermflügel in der unmittelbar vor der Chorda gelegenen Region zu Stande? Es müsste also unter allen Umständen unmittelbar vor dem Chordaende eine gewissermaassen intermediäre Zone bestehen, die sich weder im Chordagewebe differenzirt, noch an der Mesodermbildung beteiligt. So würde also die obige Annahme einen gewissen Gegensatz zwischen dem vorderen Bezirke der dorsomedianen Zone und dem Chordablastem postuliren, während doch die thatsächlichen Verhältnisse auf einen ganz allmählichen Uebergang der beiden Gebiete, insbesondere auf eine successive erfolgende Reduction des Chordablastems hinweisen, die doch naturgemäss zu einem völligen Verschwinden der dorsomedianen Zone als solcher führen muss. Eine weitere Stütze erhält diese Auffassung durch das an anderer Stelle zu erörternde Verhalten der Selachier, bei welchen Formen die Chorda dorsalis in dem fraglichen Gebiete tatsächlich zur Anlage und Abschnürung — nachher allerdings wieder zur Rückbildung kommt. — Der Nachweis im einzelnen, d. h. die präcise Entscheidung, ob alle Zellen der ursprünglichen dorsomedianen Zone der Darmwand verbleiben, oder ob nicht vereinzelte Zellen dieser Schichte ins Mesoderm hineingerathen, dürfte in Anbetracht der durch das Längenwachsthum und der Grössenzunahme des Embryos bedingten Verschiebung und Bewegung des Zellmateriales wohl schwer möglich sein. Darin liegt wohl auch nicht der Schwerpunkt der ganzen Frage, die doch zur Entscheidung drängt, ob die Chorda und das Mesoderm aus einer gemeinsamen Anlage — etwa einer Chordamesodermplatte — hervorgeht, oder ob beide Bildungen bei ihrer Entstehung und ersten Anlage (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1) eine gewisse Selbständigkeit wahren.

Ueber die erste Anlage und Differenzirung des Kopfmesoderms von *Ceratodus* berichtete bereits GREGORY (1905), dessen Ausführungen ich in manchen Punkten bestätigen kann. So hat GREGORY bei der Besprechung des Stadiums 23, 1/2 auf die paarige Anlage des Mesoderms hingewiesen und betont, dass dasselbe aus zwei leistenförmigen Verdickungen der dorsalen Urdarmwand seinen Ausgang nimmt. Bei der Darstellung der weiteren Entwickelung der prächordalen Abschnitte des Mesoderms ist GREGORY von der Vorstellung befangen, dass die innere Mundbucht (*mihi*) schon bei ihrer ersten Anlage als präoraler Darm, als eine dorsal- und oralwärts sich verjüngende Ausladung des Kopfdarmes zu betrachten und dem von KUPFFER (1894) für Petromyzon beschriebenen präoralen Darm zu vergleichen sei. — Ich hatte nun keine Gelegenheit, Petromyzon zu untersuchen. Die Uebereinstimmung der thatsächlichen Befunde (vergl. KUPFFER, Taf. 1, Fig. 1 mit Abb. auf Taf. LIX/LX) ist aber eine so auffällige, dass ich nicht anstehe, den präoralen Darm (*d*) KUPFFERs als die entodermale Mundbucht, die sogenannte Leberbucht als das ventrale Darmlumen zu erklären. FRORIEP (1893)

hat in der Copie der betreffenden Abbildung KUPFFERs (Fig. 1), die der entodermalen Grenzfalte entsprechende Einsenkung des Ektoderms als Mundbucht bezeichnet, was sich nicht rechtfertigen lässt. — Von einem „Kopfdarme“ kann nun in dem betreffenden Stadium 26/27, in welchem die ventrale Grenzfalte des Entoderms und die ersten Schlundtaschen in Anlage begriffen sind, wohl noch nicht gesprochen werden, von einem solchen kann erst dann die Rede sein, wenn diese Falte sich weiter vorgeschoben hat und den ursprünglich einheitlichen vorderen Abschnitt der Urdarmhöhle in den dorsalen Kiemendarm und das ventrale Darmlumen gesondert hat. — Wie GREGORY in einem viel älteren Stadium (34/35, vergl. Fig. 13) den durch die Einkrümmung des Hirnrohres bedingten Darmscheitel als präoralen Darm auffassen konnte, ist mir unverständlich geblieben. — Es ist eine Consequenz der vorerwähnten Anschauung, wenn GREGORY auch das im Gebiete der inneren Mundbucht auftretende Mesoderm als präoralen Mesodermabschnitt bezeichnet. — Mit der Behauptung GREGORY's, dass der prächordale Abschnitt des Mesoderm als „eine einfache unpaare Zellplatte den Raum zwischen Hirnboden und Darmwand überbrückt und das orale Ende der Chorda, sowie die oralen Ausläufer der paarigen Mesodermanlagen in sich aufnimmt“ (p. 647), kann ich mich nicht einverstanden erklären. Ich habe vielmehr an neu angefertigten Serien constatiren können, dass die Chorda dorsalis stets in die dorsomediane Zone der Urdarmwand, bezw. das Chordablastem übergeht und sich von diesem, niemals aber vom Mesoderm abschnürt, welches gerade im fraglichen Gebiete seine paarige, bilateralsymmetrische Anordnung sehr deutlich erkennen lässt. Auch hat G. in dem auf Fig. 6 abgebildeten Sagittalschnitte die vordere Grenze der Chorda wohl infolge einer ungünstigen Färbung des Schnittes nicht sehen können und lässt sie continuirlich in das prächordale Mesoderm übergehen, ein Verhalten, welches sich an keiner der von mir eigens zum Studium dieser Verhältnisse angefertigten Serien nachweisen liess. Dagegen ist in der citirten Abbildung das Verhalten des prächordalen Mesoderms zur dorsalen Darmwand richtig wiedergegeben. Dass GREGORY, wie er selbst sagt (p. 651), die sogenannten präoralen Mesodermabschnitte in späteren Stadien nicht mehr finden konnte, mag wohl darauf zurückzuführen sein, dass er über die Gestalt- und Lageveränderungen, welche der vordere Darmabschnitt, vor allem das Gebiet der inneren Mundbucht im Laufe der Entwickelung erfährt, nicht vollkommen orientirt war. Um Missverständnissen beim Vergleiche unserer Abbildungen vorzubeugen, möchte ich noch darauf hinweisen, dass die Zellgruppe, welche G. in seiner Abbildung 8 als Ganglienleiste (*Ggl.*) bezeichnet, von freien Mesodermzellen gebildet wird. — Von GREGORY's „Ergebnissen“ (p. 659) kann ich somit den ersten Passus, der von der paarigen Anlage des Mesoderms handelt, vollinhaltlich bestätigen. Dagegen bin ich betreffs seiner weiteren Angabe: „Die Seitenwände des Urdarmes wachsen nach innen, um sich in der Mittellinie zu vereinigen. Von da ab steht ein einheitliches Urdarmdach in Form einer einzigen Platte, dessen Bildung in caudal-oraler Richtung fortschreitet und sich bis in die vordere Ausbuchtung den präoralen Darm hinein erstreckt. An dieser Stelle erfährt der Process eine Verzögerung und die ungegliederte Chordamesodermplatte bleibt für einige Zeit im Zusammenhang mit den Darmzellen“, zu einer anderen Ansicht gelangt. Dieser Umstand mag es entschuldigen, wenn meine Darstellung der diesbezüglichen Verhältnisse vielleicht einen etwas ungebührlichen Raum einnimmt.

Es erübrigt noch auf die Befunde Rücksicht zu nehmen, die sich hinsichtlich des Verhaltens des vorderen Chordaendes, des prächordalen Mesoderms sowie der Bildung der freien Mesodermzellen bei anderen Anamnieren ergeben. Untersuchen wir zunächst urodele Amphibien (z. B. *Triton alpestris*), so zeigt sich bei Embryonen einer entsprechenden Entwickelungsstufe, dass die in der vorderen Fortsetzung des Chordablastems gelegene und von den beiderseitigen Ursprungszonen des Mesoderms eingefasste einschichtige dorsomediane Zone der Urdarmwand in ganzer Ausdehnung etwas verdickt und zu einer flachen Rinne gestaltet ist, die sich caudalwärts in die Chordarinne fortsetzt, oralwärts in die innere Mundbucht ausläuft. Die Chorda dorsalis setzt sich noch bei Embryonen mit 7 Dorsalsegmenten etwa in der Gegend des späteren Darmscheitels nach vorn in einen kielförmigen Vorsprung der dorsomedianen Urdarmwand fort, der sich jedoch nur eine kurze Strecke

weit — etwa bis in die Gegend des Zwischenhirns — nach vorn erstreckt, woselbst die epitheliale einschichtige dorsomediane Zone lange Zeit — noch bei Embryonen im Stadium der stärksten Zusammenkrümmung — dem Hirnrohr unmittelbar anliegt. Nach erfolgter Abschnürung des vorderen Chordaendes lösen sich auch die Zellen, welche in deren unmittelbaren Fortsetzung gelegen, jenen kielförmigen Vorsprung bilden, von der Urdarmwand ab und bilden vorübergehend in kettenförmiger Anordnung gewissermaassen einen vorderen Ausläufer der Chorda. Alsobald gerathen sie jedoch ausser Verbindung und verlieren sich, denn die Chorda dorsalis überschreitet auch bei *Triton* nicht die Convexität des gleichzeitig mit der Hirnkrümmung auftretenden Darmscheitels. — Jenen kielförmigen Vorsprung der Urdarmwand können wir auch bei *Triton* als ein rudimendär gewordenes Chordablastem ansprechen. Die prächordal gelegenen Abschnitte der paarigen axialen Mesodermflügel sind bei *Triton* im Vergleiche mit denen von *Ceratodus* sehr zellarm, sonst wäre es wohl nicht möglich, dass die dorsale Darmwand auch noch lange nach erfolgter Abschnürung der Chorda in solcher Ausdehnung unmittelbar der Hirnwand anlagern kann. Die Mesodermzellen schieben sich, die beiden Wandabschnitte von einander abdrängend, erst zur Zeit der stärkeren Einkrümmung des Hirnrohres medialwärts vor, wenn sich die medialen Abschnitte der Mesodermflügel aufzulockern und in freie Mesodermzellen umzuwandeln beginnen. — Der unmittelbar hinter der Hypophysenanlage gelegene, vorderste Abschnitt der Urdarmwand bietet bei *Triton* dieselben Verhältnisse dar, wie bei *Ceratodus*. Hier rücken die axialen Mesodermkeime immer näher zusammen, um schliesslich in einander überzugehen, so dass dann das Mesoderm als ein scheinbar einheitlicher unpaarer Zellcompex aus der dorsalen Urdarmwand seinen Ursprung nimmt und sich wie ein querer Riegel zwischen die dorsale Darmwand und die Hirnwand einkeilt. Der Process der Mesodermbildung erstreckt sich auch bei *Triton* bis ans vordere Ende der dorsalen Urdarmwand.

Die schematischen Längsschnitte, welche Miss PLATT (1894) für *Necturus mac.* entworfen hat (vergl Taf. 37, Fig. 11 und b) lassen hinsichtlich der Beziehungen des prächordalen Mesoderms zur Darmwand ganz ähnliche Verhältnisse erkennen, wie meine Abbildungen 67 und 80. Wie bei *Triton* scheint auch bei *Necturus* der unmittelbar vor dem Chordaende gelegene Abschnitt des Mesoderms — Miss PLATT bezeichnet ihn als mediane Zellenmasse — nicht so zellreich zu sein wie bei *Ceratodus*. — Miss PLATT macht ferner einen Unterschied zwischen dem vor der Hyomandibulartasche gelegenen Mesodermabschnitt (den sogenannten Mandibularsomiten) und den axialen Mesodermflügeln, indem die Zellen des ersteren jenseits von diesem zerstreut aus der Urdarmwand auswandern sollen. Demgegenüber ist zu bemerken, dass sowohl bei *Triton* wie bei *Ceratodus* der unsegmentirte Abschnitt der axialen Mesodermflügel bis an deren vorderes Ende, aus welchem die Ciliarhöhlen hervorgehen, in seiner ersten Anlage vollkommen einheitlich erscheint und sich caudalwärts ohne Grenze in das erste Dorsalsegment bezw. die zugehörigen Seitenplattenabschnitte festsetzen. Die Angabe, dass bei *Necturus* die ersten Schlundtaschen das Mesoderm nicht durchbrechen, sondern von diesen umwachsen werden, kann ich für *Triton*, wenigstens was die zuerst auftretenden dorsalen Abschnitte dieser Schlundtasche betrifft, bestätigen. Diese Ausladung tritt so frühzeitig auf, und ist dem Ektoderm so dicht angepresst, dass sie der Ausbreitung des Mesoderms thatsächlich gewissermaassen im Wege steht, dieselbe behindert. Der übrige Abschnitt der allmählich ventralwärts vorwachsenden Schlundtasche durchbricht jedoch das vorgelagerte Mesoderm. Bei *Ceratodus* wird die erste Schlundtasche, wie wir gesehen haben, sozusagen in statu nascendi vom Mesoderm überwachsen und durchbricht es dann bei ihrem weiteren Vortreten. Diesem Unterschiede ist wohl keine weitere Bedeutung beizumessen, er wird durch eine gewisse zeitliche Verschiedenheit im Auftreten der ersten Schlundtasche und der Ausbreitung des Mesoderms hervorgerufen.

Ganz ähnlich liegen die Dinge auch bei *Bombinator* und anderen Anuren. Auch bei dieser Species senkt sich die Chorda dorsalis noch zur Zeit des Schlusses der Neuralplatte in eine zwischen den axialen Ursprüngen der Mesodermflügel gelegene dorsomediane Zone der Urdarmwand ein, die aus hohen prismatischen

Zellen besteht und in ganzer Ausdehnung der Hirnwand unmittelbar anliegt. So wie im Rumpfgebiete, lässt sich auch am vorderen Abschnitte der Chorda dorsalis, deren unmittelbarer Zusammenhang mit der dorsalen Urdarmwand, so wie ihre Selbständigkeit den beiden Mesodermflügeln gegenüber deutlich nachweisen. Ich fand also GOETTE's Angabe, dass die Chorda eine Bildung des mittleren Keimblattes ist und sich „der Axenstrang als Anlage der Wirbelsaite von den lateralwärts abfallenden Seitentheilen oder den Segmentplatten (auch Urwirbelplatten) sondert" (p. 156), an meinen Präparaten nicht bestätigt. Es ist unbedingt daran festzuhalten, dass das Chordablastem und die beiden axialen Ursprungszonen des Mesoderms selbständige Abschnitte der dorsalen Urdarmwand sind, die sich neben einander entwickeln. Auch hinsichtlich des Verhaltens des vorderen Chordaendes stimmen meine Präparate nicht mit den Abbildungen Taf. 2, Fig. 34—37; Taf. 3, Fig. 63, 64, 71 des GOETTE'schen Atlas überein; ebenso fand ich auch an ihnen die Angabe: „Im vordersten Kopftheile fliessen die Segmentplatten und die Wirbelsaite zu einer einfachen Zellenlage zusammen, welche am Rande des Kopftheiles gleich den übrigen Segmentplatten in die Seitenplatten übergehen. Ob nun die frühzeitige starke Ausbildung der Hirnplatte als die Hemmungsursache jener theilweisen Verkümmerung der medianen Theile des mittleren Keimblattes anzusehen ist" (p. 200), nicht vollkommen erwiesen. Es zeigte sich vielmehr, dass das vordere Ende der Chorda ganz so wie bei *Triton* und *Ceratodus* an correspondirender Stelle, etwas vor dem Darmscheitel, in eine Verdickung der dorsalen Urdarmwand ausläuft, die an dieser Stelle kielförmig vorspringt; vor dieser Stelle aber liegt die einschichtige dorsomediane Zone der Urdarmwand zwischen den Ursprüngen der Mesodermflügel der Hirnwand bis dicht an die Hypophysisanlage unmittelbar an. Es existirt also von vornherein kein medianer Abschnitt des mittleren Keimblattes. Erst später, wenn sich die ohnedies ziemlich locker an einander gefügten Zellen der von der Darmand abgeschnürten Mesodermflügel vollständig von einander lösen, schieben sich diese freien Mesodermzellen zwischen die Hirnwand und die dorsale Darmwand ein und bilden dann die betreffenden Abschnitte des Primordialcraniums und der Kopfgefässe. — Ebenso wie bei *Triton* lösen sich auch bei *Bombinator* von jenem kielförmigen Vorsprunge der dorsomedianen Urdarmwand, in welchen die Chorda dorsalis ausläuft, nach deren Abschnürung Zellen los, die, anfänglich zusammenhängend, in der unmittelbaren Fortsetzung der Chorda gelegen sind, dann aber sich von einander trennen und sich zerstreuen. Die Chorda dorsalis überschreitet auch bei *Bombinator* nicht das Gebiet des Darmscheitels. Dass ein vorderer, „unvollkommene Fortsetzung der Wirbelsaite" vorübergehend besteht, war bereits GOETTE bekannt, desgleichen die unmittelbare Anlagerung des vorderen Abschnittes der dorsomedianen Urdarmwand an die Hirnwand. Doch hatte GOETTE übersehen, dass diese schon von vornherein als primär besteht. GOETTE glaubt vielmehr, dass hier ein medianer Theil des mittleren Keimblattes „verschwinde, möglicher Weise nach beiden Seiten hin verdrängt werde" (p. 207).

Ein, wie es scheint, sehr primitives Verhalten bieten hinsichtlich der Ausbildung der Chorda dorsalis die Selachier dar. Bei diesen Formen wird, wie schon RÜCKERT (1887) und RABL (1897) angegeben haben, und wie ich für *Scyllium* und *Acanthias* bestätigen kann, die Chorda sehr weit nach vorn, bis nahe an das vordere Darmende angelegt, woselbst sie geraume Zeit mit der Urdarmwand in Verbindung bleibt. Wie insbesondere RÜCKERT bemerkt hat, erfolgt die Bildung der Chorda in deren vorderstem Abschnitte jedoch in atypischer Weise, es wird nämlich nicht mehr eine zwischen den Ursprüngen der Mesodermflügel gelegene, dorsomediane Zone als Chordaentoblast von beiden Seiten her von der angrenzenden Darmwand unterwachsen und dann von dieser als stabförmiges Gebilde angeschnürt, sondern es lösen sich die Zellen, welche die Fortsetzung der Chorda bilden, von der verdickten dorsomedianen Zone der Urdarmwand ab, die nach wie vor die Begrenzung des Lumens bildet und daher nicht als Chordaentoblast bezeichnet werden kann. Wie FRORIEP (1902) hervorgehoben hat, nimmt der vor dem Darmscheitel bezw. vor dem dorsorostralen Ende der Chorda gelegene Theil der Chordaanlage niemals die Charaktere typischen Chordagewebes an, sondern

verfällt der Rückbildung, so dass man mit FRORIEP einen caduci- und perennichordaten Abschnitt des Kopfes unterscheiden kann. Der Umstand, dass bei Selachiern eine, wenn auch „unvollkommene Fortsetzung" der Chorda in ganz ähnlicher Weise, wie bei Amphibien und *Ceratodus*, aber in viel grösserer Ausdehnung, nämlich nahe bis ans vordere Darmende zur Ausbildung kommt, war mit einer der Gründe, die mir dafür zu sprechen schienen, dass bei diesen Formen die Ausbildung des vordersten Chordaabschnittes gewissermaassen unterdrückt erscheint und sich nur der erste Ansatz zur Chordabildung, nämlich der Bestand einer zwischen den Ursprungszonen der Mesodermflügel gelegenen epithelialen dorsomedianen Zone der Urdarmwand, die nur unmittelbar vor dem vorderen Ende der definitiven Chorda eine kielförmige Verdickung bildet, in der Ontogenese nachweisbar ist. Es ist wohl anzunehmen, dass bei den Vorfahren dieser Formen die Chorda eine grössere Ausdehnung besessen habe. Es ist also wahrscheinlich in der Stammesentwickelung zu einer von vorn nach hinten fortschreitenden partiellen Rückbildung der Chorda dorsalis gekommen, die möglicher Weise durch die Einkrümmung und mächtigere Entfaltung des Hirnrohres bedingt ward. Bei Selachiern wiederholt sich in der Ontogenese der Process der Bildung und Rückbildung eines vordersten Chordaabschnittes auf einer viel grösseren Strecke, als bei *Ceratodus* und den Amphibien. Daraus ergiebt sich, dass das eigenartige Verhalten des prächordalen Mesoderms bei *Ceratodus*, insbesondere die scheinbare Vereinigung der beiden Mesodermflügel in einem Gebiete, wo sie bei ihrer ersten Anlage noch getrennt waren, und auch bei Selachiern durch den rudimentären vorderen Chordabschnitt wenigstens geraume Zeit hindurch getrennt bleiben, als ein secundärer, durch den Ausfall der Chorda bedingter Zustand anzusehen ist. — Es kommt bekanntlich auch bei Selachiern ganz vorn unmittelbar hinter der Infundibularregion, welche die Chordaanlage nicht erreicht, zu einer Verschmelzung der beiden Mesodermflügel, die sich hier als eine einheitliche quere Zellplatte von der verdickten Urmundwand ablösen, in welche sich von der caudalen Seite her die Chorda einsenkt. Auf diese Weise entsteht der sogenannte Verbindungsstrang der beiden Prämandibularhöhlen, deren Homologa ich bei *Ceratodus* aus später zu erörternden Gründen als Ciliarhöhlen bezeichne. Dieser Verbindungsstrang wird dann secundär ausgehöhlt, so dass eine Communication zwischen diesen Höhlen zu Stande kommt. Ein ähnlicher Zustand ist, wenn auch nicht in so ausgeprägter Weise, wie wir noch sehen werden, bei *Ceratodus*-Embryonen aus dem Stadium 38 nachweisbar. Was die Bildung dieser Communication bei Selachierembryonen anbelangt, so kann ich die Angabe der M. PLATT (1891): „The median cells, anterior to the point of the notochord soon begin to slow signs of degeneration, and their place is later occupied by several small cavities or breaks in the tissue, which finally fuse with one another and with the paired premandibular cavities to form the single premandibular cavity of later embroynic life" (p. 257, 258) bestätigen. Ich konnte mich sowohl an *Acanthias*-, wie an *Scyllium*-Embryonen davon überzeugen, dass in diesem anfangs soliden Verbindungsstrange eine ganze Anzahl von Lückenräumen, ein förmliches Wabenwerk entsteht, auch die Prämandibularhöhlen erwiesen sich bei vielen Embryonen abgekammert und mit Divertikeln versehen, also ganz unregelmässig gestaltet. Diese Höhlenbildung ist entschieden als etwas ganz Secundäres zu betrachten, und ich kann mich daher der Auffassung FRORIEP's, dass das räthselhafte, mediane Verbindungsstück der Prämandibularhöhlen oder des ersten VAN WIJHE'schen Somiten nichts anderes ist, als ein abgeschnürtes Stück des Urdarms, und ferner das Aequivalent der Chorda, welche als Axenfaden dorsale und ventrale Gebilde scheidet, selbstverständlich nur in der oberen Wand des medianen Verbindungsstückes zu suchen ist" (p. 589), nicht theilen. Dieses Verbindungsstück erscheint mir vielmehr als ein Derivat der verdickten dorsalen Urdarmwand, dessen unpaare Anordnung nur dadurch zu Stande kommen konnte, dass in diesem vordersten Theile die Bildung der Chorda dorsalis unterblieben ist. Das „Aequivalent der Chorda", welches an dieser Stelle nicht existirt, sondern vielmehr unterdrückt erscheint, wäre zwischen den Prämandibularhöhlen zu suchen, die beim Bestand einer Chorda ohne Verbindung wären. Diese Höhlen stehen ebenso wie ihr queres Verbindungsstück mit der Urdarmhöhle in keiner ursprünglichen Beziehung, sondern sind vielmehr secundäre Lückenbildungen in den

vorher soliden Mesoblastmassen. Ebenso wenig konnte ich mich vom Bestehen einer primären Communication zwischen den Mandibularhöhlen und dem Darmlumen überzeugen und möchte glauben, dass dem diesbezüglichen Befunde der Miss PLATT (1891) ein Artefact zu Grunde gelegen hat. Die Auffassung KUPFFER's (1902), dass die beiden vordersten Kopfhöhlen rudimentäre Kiementaschen seien, die mit dem Verluste des alten Mundes, dem Palaeostoma, ausser Function gesetzt sind (p. 522), dürfte heutzutage wohl keine Anhänger mehr finden.

Was nun die Bildung der freien Mesodermzellen und deren Beziehungen zu den Ganglienanlagen betrifft, so wollen wir zunächst die Verhältnisse bei Urodelen und Anuren, dann die bei Selachiern ins Auge fassen. Bei *Triton* zeigt sich, dass diese beiden Formationen nahezu gleichzeitig, so wie bei *Ceratodus* bald nach Schluss des Hirnrohres auftreten. Zuerst entwickelt sich die Trigeminusanlage (s. l.), ihr folgt die Acustico-facialis- und schliesslich die Glossopharyngeus-Vagusanlage, die das vordere Ende der Ganglienleiste des Rumpfes bildet. Die Trigeminusanlage s. st. bildet eine ziemlich ausgedehnte, von der Nahtstelle des Hirnrohres ausgehende Zellplatte, die unmittelbar hinter den Augenblasen, an der Grenze des späteren Zwischen- und Mittelhirnes beginnt und im Bereiche des Rautenhirnes etwa bis an die Querschnittsebene des vorderen Chorda-endes reicht. Diese Zellplatte ist namentlich caudalwärts gegen die Umgebung deutlich abgegrenzt. Anfänglich ist auch die ventrale Grenze des Zellcomplexes bestimmbar, dann lockert er sich jedoch ein wenig auf und lässt sich dann nicht mehr scharf von den sich ihm entgegenschiebenden freien Mesodermzellen abgrenzen, die sich in drei Gruppen, hinter den Augenblasen, vor und hinter dem Hörgrübchen von den dorsomedialen Abschnitten der Mesodermflügel ablösen. Bei ihrem Austritte aus den Mesodermflügeln sind diese Zellen, sowie alle Elemente der letzteren ziemlich gross, reich mit Dotterplättchen beladen und eiförmig oder polyedrisch. Bald nehmen sie eine spindelige Gestalt an und bilden in ihren Zellleibern Pigmentkörnchen, der Dotterinhalt wird resorbirt — sie beginnen sich zu differenziren. Da und dort begegnet man Anfangs zwischen den kleinen spindeligen Zellen noch grossen schollenförmigen Elementen, die in der Differenzirung noch etwas zurückgeblieben sind. — Diese freien Mesodermzellen lassen sich nun deutlich von den noch indifferenten Zellen der Mesodermflügel, an deren Aussenseite sie sich ventralwärts ausbreiten, unterscheiden, dagegen fällt es schwer, sie gegen die ganz ähnlich gestalteten, gleichfalls in Differenzirung begriffenen äussersten Zellen der Ganglien- bezw. Nervenanlage abzugrenzen, da beide Zellcomplexe sich in einander schieben. So ist es z. B. schlechterdings unmöglich, an Embryonen im Stadium der maximalen Zusammenkrümmung die vordere Grenze der Trigeminusanlage genau anzugeben, dagegen grenzt sich dieser Zellcomplex nach rückwärts deutlich ab, weil so wie bei *Ceratodus* diese Stelle zwischen der vorderen und mittleren (präotischen) Gruppe freier Mesodermzellen gelegen ist. Später jedoch, wenn sich die Zellen der Ganglienanlagen dichter zusammenschliessen, wird ihre Abgrenzung leichter durchführbar. Dass sich die freien Mesodermzellen vom Orte ihrer Entwickelung weg sehr rasch ausbreiten und in reger Proliferation begriffen sind, erkennt man am deutlichsten am vorderen Kopfende in der Umgebung der Augenblasen, welches Gebiet die Ganglienanlage nicht erreicht. Auch die Stellung der Kerntheilungsfiguren ist in den beiden hart an einander grenzenden Zellcomplexen eine verschiedene, in den Zellen der Ganglienleiste ist deren Axe meist senkrecht auf die Oberfläche des Hirnrohres eingestellt, in den freien Mesodermzellen jedoch meist parallel zur äusseren Körperoberfläche, was auf eine mehr flächenhafte Ausbreitung schliessen lässt.

Der Vergleich meiner Abbildungen 55—57 mit der Abbildung 22, Taf. 34 der Publikation der Miss PLATT (1894) über die ontogenetische Differenzirung des Ektoderms bei *Necturus* lässt, was das thatsächliche Verhalten anbelangt, eine gewisse Uebereinstimmung zwischen den beiden untersuchten Formen vermuthen. — Differenzen dürften wohl nur hinsichtlich der Deutung der Befunde und der Wahl der abgebildeten Präparate bestehen. Das, was Miss PLATT als Trigeminusanlage in so inniger Beziehung mit einer Verdickung des Ektoderms abbildet, erscheint bei *Ceratodus* zum guten Theile als ein von der Trigeminusanlage nicht deutlich ab-

grenzbarer Complex freier Mesodermzellen, welcher jedoch zu der ihm unmittelbar anliegenden Verdickung des Ektoderms, die ich als Ciliarplakode bezeichnet habe, keine anderen als nachbarliche Beziehungen aufweist. Letztere lässt sich bei *Ceratodus* an Schnitten, welche senkrecht auf ihre Oberfläche gelegt sind, ganz deutlich von den benachbarten spindeligen ektodermalen (der Ganglienleiste angehörigen) und mesodermalen Zellen unterscheiden. Ich weiss sehr wohl, dass an Schiefschnitten die Abgrenzung dieser beiden, genetisch vollkommen verschiedenen Zellcomplexe sehr erschwert, ja unter Umständen unmöglich sein kann; hatte ich doch selbst Anfangs, beeinflusst durch die Darstellung der Miss PLATT, bei flüchtiger Untersuchung an dieser Stelle einen Zusammenhang zwischen diesen beiden Gebilden vermuthet. Durch geeignete Färbung der Zellmembranen konnte ich diese Frage an dem mir überwiesenen, vorzüglich conservirten *Ceratodus*-Material in einer, wie ich hoffe, vollkommen eindeutigen Weise entscheiden. Es bleibt dahingestellt, ob sich bei *Necturus* gleich günstige Verhältnisse vorfinden. Die Angabe der Miss PLATT: „Bis zu dem in Fig. 19 gegebenen Stadium sind die Zellen durch den ganzen Embryo mit Dotter gefüllt und die Bestimmung der Zellumrisse ist ebenso gut eine Sache des Vermuthens wie des Sehens“ (p. 936), lässt dies gerade nicht erwarten. Bei der Untersuchung der weiteren Differenzirung des fraglichen Zellcomplexes hat Miss PLATT ganz richtig erkannt, dass aus demselben nicht nur Ganglien, sondern auch Bindegewebe entstehen. Miss PLATT kommt also zu folgendem Ergebnis: „Die aus der Neuralleiste und aus den dorsolateralen und epibranchialen Verdickungen des Ektoderms ausgehenden Zellen bilden nicht allein Nerven, denn eine jede dieser Anlagen trägt sowohl zur Bildung des mesodermalen Bindegewebes“ wie zur Bildung der Ganglien bei, und nachdem Ganglien und „Bindegewebe“ sich von einander getrennt haben, schliessen sich Ektodermzellen noch weiter den beiden Abtheilungen an“ (p. 962). Ich muss sowohl für *Triton* wie für *Ceratodus* die Betheiligung des Ektoderms an der Bildung des Bindegewebes ganz entschieden in Abrede stellen und dem Ausdrucke seine Berechtigung absprechen. Ueber das Verhalten der Hirnganglien, insbesondere des Trigeminus zum Ektoderm, wird noch an anderer Stelle zu berichten sein.

Die von Miss PLATT beschriebene Verdickung des Ektoderms an der Stelle, wo sich der Kopf zu erheben beginnt (im Bereiche des Neuroporus anterior), sehe ich auch bei *Ceratodus*, kann ihr aber nicht die Bedeutung zumessen, die sie nach Miss PLATT besitzen soll, sie entspricht der Stelle, wo sich die Medullarwülste mit einander vereinigt haben, findet sich dementsprechend auf der ganzen Strecke dieses Zusammenschlusses und verstreicht später. Die beiden Leisten, welche eine bandförmige, zur Seite des Neuralrohres verlaufende Zone begrenzen sollen, uud von Miss PLATT als dorsolaterale und epibranchiale Leisten beschrieben wurden, finden sich bei *Ceratodus* in übereinstimmender Anordnung wie bei *Triton* als ganz unbedeutende Einsenkungen des Ektoderms, welche die sich verwölbenden seitlichen Ränder der vordersten Abschnitte der Mesodermflügel begrenzen (vergl. Fig. 30, 40, 41). Es ist bezeichnend, dass die untere dieser Leisten, die sogenannte epibranchiale Leiste, gerade dort verstreicht, wo die Mesodermflügel, an Breite zunehmend, sich auf die Oberfläche der Dotterzellenmasse ausbreiten und ihre zugeschärften Ränder sich keilförmig zwischen das Ektoderm und Entoderm, bezw. die Dotterzellenmasse einschieben (vergl. Schnitte 23, 49, 25). Ich habe auch nicht bemerken können, dass die zwischen diesen Leisten gelegene seitliche Zone des Ektoderms sich irgendwie von der Umgebung unterscheidet.

Bei ***Bombinator*** tritt die Ganglienleiste im Kopfgebiete ebenso wie bei ***Rana*** (vergl. CORNING's Angaben 1899), lange vor Schluss des Neuralrohres, insofern also viel früher als bei *Ceratodus* und den Urodelen auf. Sie erscheint als eine circumscripte, leistenförmige Verdickung der Sinnesschichte des unmittelbar an die Neuralplatte anschliessenden Ektodermbezirkes, die zu den selbständigen Anlagen des Trigeminus, Acusticofacialis und Glossopharyngeus-Vagus auswächst. Während der Erhebung der Neuralwülste setzen sich diese Verdickungen der Sinnesschichte zunächst von der Neuralplatte ab, rücken jedoch nicht mit den Neuralfalten empor, sondern bleiben zur Seite des Hirnrohres liegen, mit dessen Nahtstelle sie durch eine dünne Verbindungsplatte wenigstens

vorübergehend im Zusammenhange bleiben. Kurz nach der Ablösung des Hirnrohres vom Ektoderm löst sich auch der Zusammenhang der Hirnganglien mit der Nahtstelle des Hirnrohres und erst verhältnissmässig spät auch jener mit dem Ektoderm. Es tritt bei diesen Anuren die Ganglienleiste nicht während oder nach der Vereinigung der Neuralwülste aus der Nahtstelle des Hirnrohres hervor, wie z. B. bei *Ceratodus*, sondern bereits geraume Zeit vorher, noch im Stadium der weit offenen Hirnplatte. Der Mutterboden, aus dem die Ganglienleiste hervorgeht, ist in beiden Fällen derselbe; die etwas verschiedene Art der Anlage wird lediglich durch die zeitliche Verschiedenheit der Ausbildung bedingt. Die erste Anlage der Ganglienleiste hat GOETTE zweifellos gesehen, aber nicht als solche erkannt, sie ist in den Abbildungen, Taf. 37, Fig. 63—65, 74 mit dem Buchstaben *h* (Sinnesplatte) bezeichnet. Auf die Ganglienanlage hat folgende Angabe GOETTE's Bezug: „Wenn aber die Sinnesplatte einige Zeit nach ihrer Entstehung an die Hirnplatte angeschmiegt blieb, so hat sie sich nunmehr in der hinteren Hälfte des Kopftheiles von derselben entfernt. Dies geschieht auf die Weise, dass die Hirnplatte sich von der Seite zur Mitte zusammenzieht, die Sinnesplatte in der genannten Region ihr aber nicht folgt, sondern an der früheren Stelle liegen bleibt, wobei das Verbindungsstück zwischen beiden sich ausdehnt (p. 168). Beachtenswerth ist nun der folgende Satz: „Indem sich aber der untere Bauch der Hirnplatte zurückzieht, wird die Spalte, die früher ihre Trennung bewirkte, weit geöffnet und in dem Maasse, als dies geschieht, wird der neu entstehende Raum mit einer Neubildung des mittleren Keimblattes, nämlich mit den äusseren Kopfsegmenten, angefüllt, welche, zwischen der Hirn-, Sinnes- und Segmentplatte eingeschlossen, einen beiläufig dreieckigen Durchschnitt zeigen.“ Ueber die Herkunft dieser „äusseren Segmente“ bemerkt GOETTE: „Im Kopftheile erfolgt die Zellenansammlung nicht in der ganzen Breite, sondern vorherrschend an der äusseren Kante, von wo aus sie in den schon mehrfach erwähnten Raum des Wulstes in dem Maasse hineinwächst, als derselbe sich entwickelt.“ Diese von mancher Seite in Zweifel gezogenen Angaben GOETTE's sind vollkommen richtig. GOETTE unterscheidet bekanntlich 4 äussere Kopfsegmente, von denen die drei ersten thatsächlich mesodermale Bildungen sind, und den drei grossen Gruppen der freien Mesodermzellen entsprechen die in der Gegend des Vorderhirnes, vor und hinter der Gehörblase aus der dorsalen Kante der Mesodermflügel austreten und sich dorsalwärts an der Seite des Hirnrohres und ventralwärts an der Oberfläche der Mesodermflügel bezw. der Visceralbögen ausbreiten. Wahrscheinlich ist im 1. und 2. Segmente aber auch die Anlage des Trigeminus bezw. des Acusticofacialis noch mit enthalten. da GOETTE diese Nerven von den Segmenten ableitet. Das vierte äussere Kopfsegment wird jedoch ausschliesslich von der mächtigen Anlage des Glossopharyngeus-vagus gebildet. ist also nicht, wie GOETTE meinte, mesodermalen Ursprunges. Die zugehörigen sogenannten inneren Segmente existiren als solche nicht. Es lässt sich wohl in ähnlicher Weise, wie bei *Ceratodus* und *Triton* eine gewisse Gliederung der dorsalen Kante der Mesodermflügel nachweisen, die jedoch keineswegs als Ausdruck einer Metamerie aufgefasst werden darf. — Von besonderer Mächtigkeit ist bei *Bombinator* die im Bereiche des Vorderhirns auftretende Gruppe freier Mesodermzellen, das 1. Segment GOETTE's, welches sehr frühzeitig, noch vor Schluss des Hirnrohres in Erscheinung tritt und zunächst im Innern der Hirnfalte sich sammelt, die daher in ihrem vorderen Abschnitte sehr beträchtlich vorspringt. Hierzu bemerkte schon GOETTE: „Jeder Frontalschnitt lehrt, dass jener wulstige Rand, welcher das abgestumpfte Kopfende umschreibt, nicht der Ausdruck einer soliden, etwa vom dorsalen Kopfwulste auslaufenden Bildung ist, sondern durch eine Ausbauchung der unveränderten und aus allen drei Keimblättern zusammengesetzten Körperwand des Embryo entsteht“ (p. 204). Durch die lateralwärts vortretenden Augenblasen wird dieses Zellpolster seitlich verschoben und wirft dann jene Vorwölbung des Ektoderms auf, die in der Taf. 3, Fig. 43 und 44 des Atlas von GOETTE mit dem Buchstaben *d* bezeichnet ist. Der ventralwärts, im Gebiete des Mandibularbogens vorwachsende Abschnitt der vordersten Zellgruppe bedingt die Vorwölbung des sogenannten Kieferwulstes (vergl. Taf. 3, Fig. 45, 46c). Ueber das weitere Schicksal und die Derivate der sogenannten Kopfsegmente ist sich GOETTE wohl nicht recht ins Klare gekommen. Ebenso wie für

Ceratodus noch ausführlicher gezeigt werden wird, bildet auch bei *Bombinator* die von der dorsalen Mesodermkante sich ablösende Gruppe freier Mesodermzellen nur den zuerst sich differenzirenden Theil eines umfangreichen und sich nach allen Seiten zwischen den Keimblättern verbreitenden Zellmaterials, welches im Gebiete des unsegmentirten Mesoderms durch die Auflockerung des gesammten dorsomedianen Mesodermabschnittes eine sehr beträchtliche Vermehrung erfährt und die Stützgewebe und Gefässe des Kopfes liefert. Aus diesem Grunde ist es nicht angebracht, zwischen den medialen Abschnitten der primären Mesodermflügel und der zuerst auftretenden Gruppe der freien Mesodermzellen einen durchgreifenden Unterschied zu machen. Nach GOETTE's Auffassung erzeugen die äusseren Kopfsegmente „die Lederhaut, das subkutane Bindegewebe und einen seitlichen Bewegungsapparat, dessen Muskeln eben so wenig wie die der Gliedmaassen und der äussere schräge Bauchmuskel der Körperaxe parallel laufen. Letzteres trifft nicht zu, denn sämmtliche Kopf- und Visceralmuskeln differenziren sich unmittelbar aus den Mesodermflügeln und nicht aus den äusseren Segmenten. Ueber die Derivate der inneren Kopfsegmente bemerkt GOETTE, dass sie sich „im Innern in Muskelbündel verwandeln", ferner, „rund um die Muskeln ebenfalls Bindegewebe" „und zur Seite des Hirnes Ganglien und Nervenwurzeln liefern" (p. 217). Letztere Angabe erscheint uns verständlich, wenn wir bedenken, dass in gewissen Entwickelungsphasen die Abgrenzung der Ganglienanlagen von den freien Mesodermzellen sehr erschwert ist und *Bombinator* gerade nicht das günstigste Object ist, um diese Sonderung durchzuführen. GOETTE hatte also, um dies nochmals hervorzuheben, die erste Anlage der freien Mesodermzellen richtig erkannt, dagegen jene der Hirnganglien nicht richtig beurtheilt und beide Bildungen zu wenig aus einander gehalten.

In das entgegengesetzte Extrem verfielen bei der Kritik der GOETTE'schen Befunde CORNING (1899) und SEWERTZOFF (1892). CORNING deutet nämlich die 4 lateralen Kopfsegmente GOETTE's als Anlagen des Trigeminus-Acusticofacialis, Glossopharyngeus und Vagus. Die freien, nach seiner Bezeichnung peripheren Mesodermzellen sollen durch directe Umwandlung des primären „centralen" Mesoderms hervorgehen. Immerhin bewahrt CORNING in dieser Frage eine gewisse Reserve, die auch in folgenden Angaben zum Ausdrucke kommt und verständlich wird, so heisst es p. 219: „die Nervenanlage zeigt lateralwärts gegen das Ektodem hin eine scharfe Grenze, während eine solche gegen das Mesoderm nicht in gleichem Grade vorhanden ist". — „Am medialen Umfang der Nervenanlage kommt es dagegen nicht zur Bildung einer klar erkennbaren Grenzschichte, die Zellen der Nervenanlage sind hier nicht mehr so dicht zusammengedrängt, erhalten in Folge dessen geradezu das Aussehen von Mesodermzellen, die in diesem Stadium, wenigstens in der Höhe der Trigeminusanlage, nicht so zusammengedrängt sind wie früher." Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass CORNING bei diesem Befunde das Grenzgebiet zwischen der Nervenanlage und den freien Mesodermzellen vor Augen gehabt hat. — Darin hatte CORNING entschieden Recht, dass das letztere äussere Segment GOETTE's von der Vagusanlage gebildet ist, die indess bei *Bombinator* mit der Glossopharnygeusanlage vereinigt erscheint. Das 3. und vor Allem das 1. Segment GOETTE's sind aber zweifellos zum grössten Theile, wenn nicht ausschliesslich, mesodermalen Ursprungs. — Ich bemerke nebenbei, dass dem 1. Segment GOETTE's in der Abbildung 7 der Taf. 9 von CORNING dem vor der Trigeminusanlage gelegenen Zellcomplexe entspricht. Die von CORNING in den Abbildungen 9, Taf. 9, 16, 19, Taf. 10 als Trigeminusanlage bezeichneten Zellcomplexe dürften zum grössten Theile, zum mindesten in ihren ventralen Abschnitten, von freien Mesodermzellen gebildet sein. Für die Entscheidung der Frage, ob die in den Kiemenbögen eingeschlossenen freien oder peripheren Mesodermzellen an Ort und Stelle durch Differenzirung und Ablösung der Zellen der Mesodermflügel entstehen, oder von der Dorsalseite her vorgewachsen sind, scheint mir *Rana* wohl ein etwas ungünstiges Object zu sein, weil die Zellen des axialen Mesoderms gerade in den Kiemenbögen mit einander in einem lockeren Verbande stehen und daher gegen die Umgebung nicht mit solcher Schärfe abgrenzbar sind, wie z. B. bei *Ceratodus*. Uebrigens lässt ja CORNING diese Frage offen: „Es scheint — über diesen Punkt habe ich mir nicht vollständige Klarheit verschaffen können — dass die Bildung

von Bindegewebe innerhalb des später in den einzelnen Kiemenbögen eingeschlossenen Mesoderms in dorsoventraler Richtung vor sich geht" (p. 220). — SEWERTZOFF (1892) endlich ist auf Grund seiner Befunde an Sagittalschnittserien von *Pelobates f.* geneigt, die äusseren Segmente GOETTE's als ektodermale Bildungen anzusehen. Ob Sagittalschnitte geeignet sind, über diese Frage, vor Allem über die Herkunft dieser Zellcomplexe Aufschluss zu geben, lasse ich dahingestellt. Die inneren Segmente findet SEWERTZOFF auf die Region zwischen dem Vagus und dem Hörbläschen beschränkt, sie verschwinden später, so dass dann „in der Kopfregien vor dem Vagus ein unsegmentirtes Mesoderm zurückbleibt" (p. 103). — Bei *Bombinator* hingegen überschreitet die Segmentirung nicht das Gebiet des 1. Myotomes. — Bezüglich des Schicksales der äusseren Segmente konnte sich SEWERTZOFF „nicht mit Entschiedenheit äussern" und nur das Eine feststellen, dass sich die Nerven in diesen „ektodermalen Auswüchsen" entwickeln.

Es zeigt sich also, dass die fraglichen Zellcomplexe bei den bisher daraufhin untersuchten Amphibien in ganz verschiedenen, zum Theil geradezu conträrem Sinne gedeutet worden sind. So hat GOETTE deren Ursprung als Erster und Einziger richtig erkannt, die Anlagen der Hirnnerven aber übersehen, welche bei ihrem ventralwärts gerichteten Vordringen mit den sich dorsalwärts ausbreitenden freien Mesodermzellen in nachbarliche Beziehungen treten und dann wenigstens in einer gewissen Entwickelungsphase nicht von dessen Elementen scharf zu unterscheiden sind. Es ist daher begreiflich, dass GOETTE die Ganglien von diesem Zellcomplexe ableitet. Miss PLATT hat dagegen die erste Anlage der freien Mesodermzellen nicht erkannt und führt daher Ganglien und „Bindegewebe, Mesektoderm" auf das äussere Keimblatt zurück. CORNING stellt die Herkunft eines Mesodermabschnittes aus dem Ektoderm entschieden in Abrede, konnte jedoch, ebenso wie SEWERTZOFF, die freien Mesodermzellen von den Ganglienanlagen auch bei ihrem ersten Auftreten nicht unterscheiden und nimmt daher die ersteren zum grössten Theile für die Ganglien in Anspruch. Er lässt die freien Mesodermzellen an Ort und Stelle aus dem centralen Mesoderm sich abspalten, ein Vorgang, welcher nach meinen Befunden nur im dorsomedianen Abschnitte der Mesodermflügel stattfindet. Zu einem ähnlichen Resultate ist BUCHS (1902) bei der Nachuntersuchung der Befunde der Miss PLATT gelangt (s. auch p. 734).

Auch bei Selachiern findet in ganz ähnlicher Weise, wie bei *Ceratodus* und den Amphibien, eine so innige Anlagerung der von den Mesodermflügeln, bezw. der dorsomedianen Wandung der Kopfhöhlen sich ablösenden freien Mesodermzellen an die von der Nahtstelle des Medullarrohres sich herabschiebenden Nervenanlagen statt, dass es in gewissen Entwickelungsstadien geradezu unmöglich wird, die beiden Gebilde aus einander zu halten. Was die Bildung der Ganglien anbelangt, so erscheint wohl bei *Scyllium* wie bei *Acanthias* der zuerst auftretende Theil des Trigeminus auf das Gebiet des vorderen Abschnittes des Rhombencephalon beschränkt und greift nicht über den Isthmus hinaus nach vorn. Im Gebiete des Zwischenhirnes tritt eine distincte Ganglienanlage auf, welche dem oralen Ende der vorderen ziemlich ausgedehnten Trigeminusanlage bei *Ceratodus* und den Amphibien entspricht und von Miss PLATT (1892) als primärer Olfactorius und Thalamicus bezeichnet wurde, von denen der letztere im Sinne der Miss PLATT als eine rudimentäre dorsale Wurzel des Oculomotorius aufgefasst wird. Diese rudimentären, sich alsbald auflockernden Ganglienanlagen dürfen jedoch nicht, wie Miss PLATT will, mit den beiden vordersten Kopfhöhlen in Beziehung gebracht werden, sondern kommen nur zwischen die aus der Wandung derselben austretenden freien Mesodermzellen zu liegen, in denen sie sich verlieren. Ebenso schieben sich auch an die Trigeminusanlage freie Mesodermzellen heran, die sich schon zur Zeit des Hirnrohrschlusses von der dorsomedianen Wand der Mandibularhöhle ablösen. An die Acusticofacialisanlage treten die entsprechenden Derivate der Hyoid- oder 3. Kopfhöhle heran, die sich nur bei ihrem ersten Auftreten von der an ihren Rändern gleichfalls etwas aufgelockerten Nervenanlage unterscheiden lassen. Im Allgemeinen erscheinen allerdings die Zellen der Nervenanlage dichter an einander gefügt und weisen meist eiförmige oder spindelige Formen auf, doch zeigt sich auch da und dort an den freien Mesodermzellen, speziell in der Zellgruppe,

die sich um die Augenblase emporschiebt und in jener, welche sich im Hyoidbogen ventralwärts ausbreitet, vorübergehend eine dichtere Anordnung, so dass die betreffenden Zellgruppen Nervenanlagen täuschend ähnlich sehen. Darauf ist es wohl zurückzuführen, dass man in der Literatur die Nervenanlagen oft in einer Ausdehnung abgebildet finden, die den tatsächlichen Verhältnissen nicht entspricht. So ist beispielsweise in den Abbildungen der Taf. 3 der NEAL'schen Arbeit (1898) der Trigeminusanlage in der Seitenansicht des Kopfes ein Areal zugewiesen, welches zum grössten Theile von freien Mesodermzellen eingenommen wird. Ueber die ganze Umgebung der Augenblase an der ganzen Aussenseite des Mandibularbogens soll sich die Trigeminusanlage ausbreiten! Auch der Facialis nimmt in den citirten Abbildungen eine viel zu grosse Oberfläche ein, er bedeckt fast den ganzen Hyoidbogen, während er, wie ich an der Abbildung 13 entprechenden Embryonen von *Scyllium* und *Acanthias* feststellen konnte, in solchen Stadien erst im Begriffe ist, sich an der Hinterseite der ersten Schlundtasche in das dorsale Ende des Hyoidbogens einzusenken (Ramus posttrematicus).

In jüngster Zeit hat AGAR (1907) sehr interessante Mittheilungen über die Entwickelung des Kopfmesoderms bei Lepidosiren veröffentlicht, denen ich in Bezug auf die vorliegende Frage entnehme, dass in einem jungen Entwickelungsstadium, bei Embryonen aus dem Stadium 20 (GRAHAM) mit drei soliden Schlundtaschen, das Kopfmesoderm zu beiden Seiten bis an die Augenblasen heranreicht. Es besteht 1) aus einem soliden Abschnitte, den AGAR wiederum in eine dorsale „somatic portion" und in einen Seitenplattenabschnitt sondert, die beide durch das „Mesothelium" verbunden — und 2) aus losem Mesenchym, welches (Fig. 1) zwischen dem somatischen Mesoderm und dem Ektoderm gelegen ist, und sich vom compacten Mesoderm ablöst. Ueber die ursprüngliche Anordnung, das erste Auftreten und eine eventuelle Gliederung dieses Mesenchyms in einzelne Gruppen vermisse ich nähere Angaben. Es kann nun keinem Zweifel unterliegen, dass der fragliche abgebildete Zellcomplex der bei *Ceratodus* vor dem Gehörbläschen sich ansammelnden Gruppe freier Mesodermzellen, bezw. dem 2. äusseren Kopfsegmente GOETTE's entspricht. — Ueber das Verhalten der Nervenanlagen finden sich keine Angaben.

III. Entwickelungsvorgänge während der Stadien 30—33 (bis zur Vereinigung der paarigen Pericardialhöhlen).

Die eingreifenden Veränderungen, welche sich in dieser Entwickelungsperiode in der Gestaltung des Embryos vollziehen, betreffen vor allem das Kopfgebiet. Im Rumpfgebiete macht sich die beginnende Streckung der Körperaxe bemerkbar. — Das Kopfgebiet steht unter dem dominirenden Einfluss der Hirnanlage, deren rasches intussusceptionelles Wachsthum schon im Stadium 27 zu einer Ueberlagerung der anfänglich frei vortretenden entodermalen Mundbucht geführt hat (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 3—7). Dieser Process hat nun in seinem Ablauf eine immer stärker werdende Einkrümmung des Hirnrohres zur Folge, die sich bereits im Stadium 29 bemerkbar machte (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 7). Noch im Stadium 28 verlief die Axe des Hirnrohres parallel mit der dorsalen Darmwand, in der Flucht der Chorda dorsalis, im Stadium 29 tritt nun jene Einkrümmung ein, die im weiteren Verlaufe der Entwickelung immer stärker wird, im Stadium 37 (vergl. Taf. LXI/LX, Fig. 16) bereits einen Halbkreis ausmacht und schliesslich damit ihr Maximum erreicht, dass die anfänglich in einer Ebene vor und hinter der Concavität der Mittelhirnkrümmung gelegenen ventralen Wandabschnitte des Hirnrohres einander unmittelbar berühren. Die in der Nachbarschaft des Neuroporus sich entwickelnde Infundibularregion erscheint dann dem vorderen Ende der Chorda dorsalis unmittelbar angelagert. — Durch diese Veränderungen gewinnt das Profil des Vorderkopfes bereits in den Stadien 30—33 eine charakteristische Rundung, so dass wenigsten vorübergehend die Pinealregion zum vorspringendsten Punkte des vorderen Körperendes wird. — Diese langsam fortschreitende active Bewegung des Hirnrohres übt nun auf das demselben dicht anliegende orale Darmende einen unmittelbaren, gestaltenden Einfluss aus. Die noch im Stadium 30 schnabelförmig vortretende, unter dem vorderen Ende des Hirnrohres gelegene, solide Ausladung der oralen Urdarmwand wird dadurch gewissermaassen zurückgeschoben und erscheint schon im Stadium 31, 32 nahezu rechtwinkelig gegen die ventrale Wand der entodermalen Mundbucht abgesetzt (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 9, 10). — Zugleich kommt es zur Bildung des sogenannten Darmscheitels, der unmittelbar vor dem vorderen Chordaende gelegen ist. Auch die Einstellung der Schlundtaschen wird durch diesen Process erheblich beeinflusst. Anfänglich, bei ihrem ersten Auftreten fast parallel mit dem Hirnrohr verlaufend, erfahren z. B. die ersten Schlundtaschen zur Zeit der Einkrümmung des Hirnrohres eine Drehung um ihr dorsales Ende, im Ausmaasse von fast 90°, so dass sie bereits im Stadium 33 vollkommen senkrecht auf die Axe des Hirnrohres und auf die Chorda dorsalis eingestellt erscheinen (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 11, 12).

Gleichzeitig mit diesen Vorgängen hat auch die Abschnürung des Vorderkopfes weitere Fortschritte gemacht. Dieser Vorgang führt zur Bildung der ventralen Wand des Kiemendarmes und setzt bereits im Stadium 27 mit der Entstehung der sogenannten entodermalen Grenzfalte ein. Diese Falte greift in den Stadien 30—33 bis in das Gebiet der inzwischen aufgetretenen dritten Schlundtaschen vor (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 5—12), so dass also in diesem Stadium der Kiemendarm bereits eine ansehnliche Längenausdehnung aufweist. Mit der entodermalen Grenzfalte sinkt auch das Ektoderm — wenn auch nicht so erheblich, ein, wodurch die Vergrösserung der Kopfanlage auch an der äusseren Körperoberfläche zum Ausdruck kommt. Die beiden Blätter der entodermalen Grenzfalte werden durch die von beiden Seiten, in deren Concavität sich vorschiebenden Mesodermabschnitte aus einander gedrängt und bergen dann zwischen sich die aus jenen Mesodermabschnitten sich entwickelnde Herzanlage.

Ich wende mich nun der Beschreibung der einzelnen Stadien zu.

Bei Embryonen aus dem **Stadium 30** (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 30 *s*) hat sich der Vorderkopf bereits so weit vom Dotter erhoben, dass die ganze Region der Augenblasen frei hervorragt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 7). Dementsprechend greift auch die entodermale Grenzfalte weiter ein, als im vorhergehenden Stadium, sie reicht bis in das Gebiet der 2. Schlundtasche (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 8; Taf. XLV/XLVI, Fig. 8) vor. Das Ektoderm schlägt sich in einiger Entfernung vom Grunde der entodermalen Grenzfalte von der Ventralseite des Kopfes auf die Dotterzellenmasse über. Bei einem in der Entwickelung etwas weiter vorgeschrittenen Embryo, von welchem die Abbildung Taf. LIX/LX, Fig. 9 stammt, erscheint die Kopfanlage der Dotterseite dicht angelagert, so dass das Ektoderm am Medianschnitt eine tief einspringende Falte bildet. Zwischen der Umschlagstelle des Ektoderms und dem Grunde der entodermalen Grenzfalte besteht ein spaltförmiger Zwischenraum, der von den beiden Blättern der letzteren — der ventralen Wand des Kiemendarmes und der vorderen Wand des ventralen Darmlumens begrenzt wird. Die seitlichen Abschnitte der entodermalen Grenzfalte erscheinen bereits von den Mesodermflügeln vollständig überlagert (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 7). Letztere weisen den beiden vorderen Schlundtaschen entsprechende Durchbrüche auf. Die Ausbreitung des Mesoderms hat also gerade im Gebiete der entodermalen Grenzfalte weiter um sich gegriffen. Aber auch über das vor den ersten Schlundtaschen gelegene Entoderm, speciell über die seitliche Wand der inneren Mundbucht hat sich das Mesoderm ventralwärts ausgebreitet, so dass nur mehr eine schmale ventrale Zone der Mundbucht, sowie der an dieselbe anschliessenden Grenzfalte dem Ektoderm noch unmittelbar anliegt. Dabei zeigt sich, dass der unmittelbar vor der ersten Schlundtasche gelegene — mandibulare — Abschnitt des Mesoderms rascher vorwächst als der angrenzende oralste Abschnitt des letzteren. Es schiebt sich daher der erstere an der caudalen Seite des letzteren vor und erscheint von diesem durch eine kurze Spalte abgegrenzt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 7). Unterhalb der ersten Schlundtasche macht sich am ventralen Rande der Mesodermflügel eine kleine Verdickung bemerkbar, die das vordere Ende der peristomal entstandenen Randstreifen derselben kennzeichnet. Die Mesodermflügel sind auch an dieser Stelle in stetem Vorrücken begriffen, wobei sich die Dotterzellenmasse, an deren Oberfläche sie sich ausbreiten, wallartig anstaut (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 8). Der dorsale Rand der axialen Mesodermflügel weist in deren vorderem, unsegmentirtem Abschnitte eine festonartige Begrenzung auf. Sowohl zwischen den nun vollkommen gesonderten beiden Abschnitten des Trigeminuscomplexes, der (vorderen) Anlage des Ganglion ophthalmicum und der (hinteren) Anlage des Ganglion maxillomandibulare, als auch zwischen dem letzteren und der an der Seite des Hirnrohres herabgerückten Anlage des Acusticofacialis tritt das axiale Mesoderm dorsalwärts etwas vor, den freien Raum ausnützend. Unterhalb der Anlage des Glossopharyngeus-Vagus liegt noch ein ganz kurzer metotischer Abschnitt des unsegmentirten axialen Mesoderms, der ohne Grenze in das 1. Dorsalsegment übergeht. Dieses ist nur caudalwärts durch die erste segmentale Spalte abgrenzbar. Die Anlage des Ganglion ophthalmicum wird von vorn her durch die Ciliarplakode des Ektoderms überlagert (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 7 *Cil.pl.*). Das Ganglion acusticofaciale liegt dem Hörbläschen unmittelbar an, dessen dorsolaterale Wand noch mit dem Ektoderm zusammenhängt. Im Bereiche des unsegmentirten Mesoderms machen sich an der seitlichen Wand des Hirnrohres kleine Einfaltungen bemerkbar, die sogenannten Hirnfalten, deren seitliche Ausladungen im Bereiche der Pars maxillomandibularis des Trigeminus, sowie des Ganglion acusticofaciale, sowie zwischen diesen Ganglienanlagen und im Bereiche der Hörblase auftreten.

Von der Serie, nach welcher das auf Taf. XLV/XLVI, Fig. 7 und 8 abgebildete Modell angefertigt wurde, habe ich einige der frontal geführten Schnitte abgebildet (Schnitt 91—102), deren Ebenen in Fig. 109 angegeben sind. Der erste dieser Schnitte (Schnitt 91) ist durch die Region der Hörblase geführt, welche, wie bereits erwähnt, mit dem Ektoderm noch in breitem Zusammenhange steht. Vor und hinter derselben finden sich freie Mesodermzellen, deren Zellleiber in der Abbildung punktirt angegeben sind. Zwischen der Hirnwand und den dorsalen Kanten der Dorsalsegmente ist eine Kette von ektodermalen Zellen eingekeilt, die von der

Nahtstelle des Medullarrohres stammt und die Ganglienleiste repräsentirt (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 8). Die Zellen stehen mit einander in einem etwas losen Verbande. Nur das vordere, die Segmentreihe etwas überragende Ende der Kette besteht aus mehreren dicht gedrängten und fester an einander gefügten Zellen, welche die erste Anlage des Glossopharyngeus-Vaguscomplexes bilden (*Ggl.gl.vg.*). Dieser Zellcomplex ist bereits im vorhergehenden Stadium aufgetreten (vergl. Schnitt 85). — Der Schnitt 92 trifft die Hörblase bereits an ihrer ventralen Wand, welcher die Facialis-Acusticusanlage (*Ggl.ac.fac.*) sich anschmiegt. Vor und hinter der Hörblase, sowie vorn zur Seite des Hirnrohres liegen Gruppen von locker an einander gefügten spindelförmigen, freien Mesodermzellen, die sich von der dorsalen Kante bezw. der dorsomedianen Wand des Mesodermflügels abgelöst haben. Sie füllen den Raum, welcher durch die Vergrösserung der Hörblase zwischen dieser, dem Ektoderm und dem Hirnrohre entsteht, aus (vergl. Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 8). Die zuletzt aufgetretene, hinter der Hörblase gelegene Zellgruppe liegt einem kommaförmig gestalteten Zellcomplexe an, der in epithelialem Gefüge

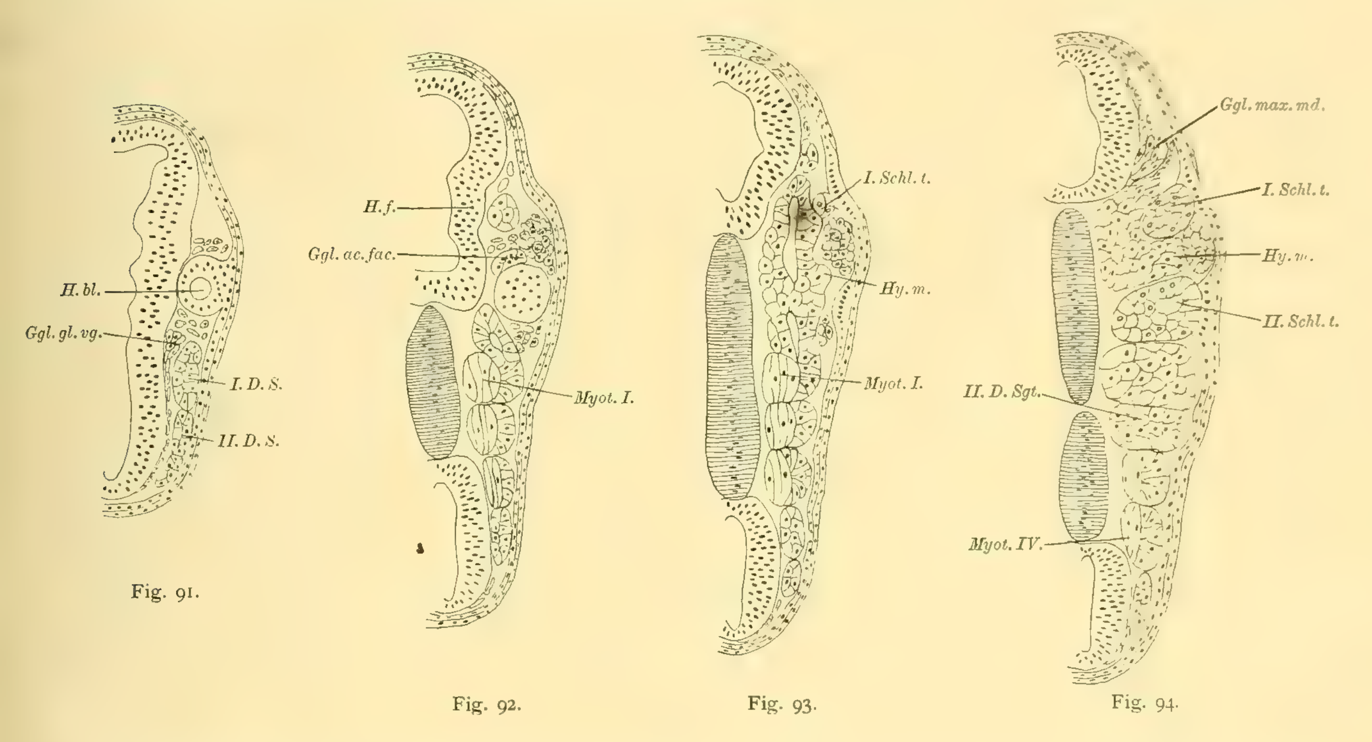


Fig. 91. Fig. 92. Fig. 93. Fig. 94.

einen kleinen Hohlraum begrenzt und eine Gruppe von platten Zellen (*Myot.*) seitlich umgiebt. Diese letzteren, vom Schnitt flach getroffenen Zellen gehören der medianen Wand des 1. Dorsalsegmentes an, deren ursprünglich epithelial angeordnete Elemente sich zu platten, scheibenförmigen Zellen umwandeln, welche die ganze Länge des Segmentes einnehmen. Durch die in solcher Weise einsetzende Differenzirung des Myotomes wird die Höhle des Dorsalsegmentes zunächst in ihrem dorsalen Abschnitte zur Obliteration gebracht. Durch diese eigenartige Beschaffenheit ihrer Zellen erscheint die mediale Wand des 1. Segmentes deutlich gegen das vor ihr befindliche, unsegmentirte Mesoderm abgegrenzt, welch' letzteres continuirlich in die seitliche Wand des 1. Segmentes, die sogenannte Cutisplatte, übergeht. Die vordere Abgrenzung des 1. Segmentes ist also eine ganz unvollständige und wird nur durch die histologische Differenzirung des Myotomes ermöglicht. Die 3 folgenden Dorsalsegmente sind — entsprechend der Krümmung des Embryos — im Schnitte etwas schief, nahe ihrer dorsalen Kante getroffen, woselbst die Zellen ihrer medianen Wand einen indifferenten Charakter annehmen und in die Seitenwand des Segmentes übergehen.

Der unmittelbare Zusammenhang der Cutisplatte des 1. Dorsalsegmentes mit dem unsegmentirten Abschnitte des Kopfmesoderms tritt auch im folgenden Schnitte 93 deutlich in Erscheinung, welcher unmittelbar unterhalb der Hörblase durch den Embryo gelegt ist. Der vor dem ersten Myotom gelegene, unsegmentirte Abschnitt des Kopfmesoderms bildet eine längliche, zur Seite des Hirnrohres, bezw. der Chorda gelegene Zellmasse, die von einem centralen Spaltraume durchzogen wird. Vorn grenzt sie an die Trigeminusanlage, die zur Seite des Hirnrohres herabgewachsen ist. Diese centrale Zellmasse weist etwa in ihrer Mitte einen seitlichen Vorsprung auf (*Hy. m.*). Vor diesem findet sich eine Anhäufung von freien Mesodermzellen, die der vor der Hörblase ausgetretenen Gruppe angehört. Vor und hinter dieser Zellgruppe erscheint die Sinnesschichte des allerdings nicht ganz senkrecht auf seine Oberfläche getroffenen Ektoderms verdickt und springt leistenförmig nach innen zu vor. Dem vorderen Vorsprunge liegt eine Gruppe von entodermalen Zellen an, die das dorsale Ende der ersten Schlundtasche (*I. Schl. t.*) bildet. Im Bereiche der Anlagerungsstelle dieser Schlundtasche liegt die Sinnesschichte des Ektoderms frei zu Tage. Die Deckschichte begrenzt dieselbe mit scharfem Rande, wodurch jene rinnenförmige Einsenkung der äusseren Oberfläche zu Stande kommt, welche Semon auf Taf. 4, Fig. 30 abgebildet hat. — Im folgenden Schnitte 94 ist auch die zweite Schlundtasche in ihrem dorsalen Abschnitte getroffen (*II. Schl. t.*). Ihr seitlicher Rand wird von der Sinnesschichte des Ektoderms rinnenförmig umfasst, welches auch an der Berührungsstelle zweischichtig ist. An der Berührungsstelle der ersten Schlundtasche hingegen fehlt die Deckschichte. Die Durchschnitte durch die beiden Schlundtaschen erscheinen ausserordentlich zellreich, weil die hohen prismatischen Zellen, aus welchen die Wand der Schlundtaschen und des Kiemendarms überhaupt gebildet wird, nahezu quer getroffen sind und daher mosaikartig an einander gefügt erscheinen. — Durch die zweite Schlundtasche wird nun der mit dem 1. Dorsalsegmente zusammenhängende Theil des Mesoderms von dem übrigen, vorderen Abschnitte des axialen Mesoderms getrennt. Das 1. Segment ist in seiner ventralen, dem Darme anliegenden und seitlichen Wandung getroffen. Der vor der zweiten Schlundtasche gelegene Theil des Mesoderms umgiebt hufeisenförmig das dorsale Ende der ersten Schlundtasche. Die Concavität des Hufeisens entspricht dem oberen Ende der Durchbruchstelle dieser Schlundtasche. Dieser Zellcomplex weist in seinem Innern kleine, mit einander nicht zusammenhängende Spalträume auf und ist durch die Anlage des Ganglion maxillomandibulare nach vorn begrenzt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 7). — Das letztere bildet einen caudalwärts deutlich abgrenzbaren Zellcomplex, der sich schon längst von der Nahtstelle des Hirnrohres abgelöst hat und nun dessen ventrolateraler Wand innig anliegt. — An seiner Aussenseite schieben sich freie Mesodermzellen empor. Die vor ihm gelegenen zerstreuten Zellen sind wahrscheinlich ektodermalen Ursprunges und liegen zwischen den beiden Ganglienanlagen des Trigeminuscomplexes.

Der Schnitt 95 eröffnet die beiden Schlundtaschen an ihren dorsalen Abschnitten, welche das Mesoderm des Hyoidbogens zwischen sich fassen. Dieses besteht, wie im vorher besprochenen Schnitte, aus zwei Zellkomplexen, die sich an Schnitten, die senkrecht auf die Axe des Bogens geführt sind, ganz deutlich von einander unterscheiden lassen: einem inneren (*ax. M.*), welcher beim Durchbruch der beiden Schlundtaschen gewissermaassen aus dem einheitlichen Mesodermflügel herausgeschnitten wurde, und einer diesem dicht anliegenden äusseren Zellgruppe. Letztere weist zahlreiche Kerntheilungsfiguren auf und gehört jener grossen, vor dem Hörbläschen auftretenden Gruppe freier Mesodermzellen an, die bereits von den vorhergehenden Schnitten getroffen wurde. Die äussersten Ausläufer dieser zwischen dem Ektoderm und dem (primären) Mesoderm sich allmählich ventralwärts ausbreitenden Zellgruppe erscheint im Schnitte 97, ihre gesammte Ausdehnung ist in der Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 7 ersichtlich gemacht. Der Schnitt 95 trifft in etwas schiefer Richtung die vor dem Ganglion maxillomandibulare sich erhebende Mesodermkante (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 7), an welcher die Ablösung der freien Mesodermzellen noch in vollem Gange ist. Die Ganglienanlage entsendet lateral- und ventralwärts einen kleinen Fortsatz, die Anlage des Ramus maxillomandibularis (*Ggl. max. md*). Dieser ist an der Aussenseite des

axialen Mesoderms gelegen und wird von freien Mesodermzellen überlagert. Das Ektoderm ist allenthalben — mit Ausnahme der Berührungszone der ersten Schlundtasche — zweischichtig; an dieser Stelle jedoch liegt die verdickte Sinnesschichte oberflächlich, doch nicht mehr in solcher Ausdehnung, wie im Schnitt 93. Die Zellen der Deckschichte haben sich bereits etwas weiter vorgeschoben und im folgenden Schnitt 96 haben sie die Sinnesschichte an dieser Stelle bereits vollständig überwachsen. Der seitliche Rand der ersten Schlundtasche ist in eine Rinne der Sinnesschichte des Ektoderms eingebettet, wie dies im Schnitte 94 auch bei der zweiten Schlundtasche der Fall vor. Das vor der ersten Schlundtasche gelegene mandibulare Mesoderm wird an seiner Aussenseite von freien Mesodermzellen überlagert. Zwischen seiner (im Schnitte etwas schief getroffenen) dorsalen Kante und der halbkugelig nach innen vortretenden Ciliarplakode schiebt sich die Pars ophthalmica des Trigeminus ein (vergl. Taf. XLV/XLI, Fig. 7 *Ggl. ophth.*). Letztere hat sich ebenso wie die



Fig. 95. Fig. 96. Fig. 97.

von ihr bereits gesonderte Pars maxillomandibularis von ihrer Ursprungsstätte, der Nahtstelle des Hirnrohres, bereits gelöst und ist an dessen Seitenwand ventralwärts gerückt. Die Kopfdarmhöhle erscheint nun in ihrem mittleren Abschnitte eröffnet, caudalwärts verengt sich das Lumen (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 8). — Die Ebene des Schnittes 97 liegt nur 30 μ unter der des Schnittes 96 und trifft das vordere Ende der Chorda dorsalis (*Ch. d.*). Die zweite Schlundtasche hat in diesem Gebiete eben erst das Mesoderm durchbrochen und sich dem Ektoderm noch nicht breit angelagert. Die beiden der dorsalen Wand des Kopfdarmes anliegenden axialen Mesodermflügel sind in diesem und den folgenden Schnitten noch paarig angeordnet, die einander benachbarten Zellen stossen genau in der Medianebene aufeinander. Im Innern der Mesodermflügel sind da und dort kleine, ei- oder tetraederförmig begrenzte Lücken aufgetreten (*o*), die zum Theil miteinander confluiren und auf beiden Seiten des Embryos sowie bei verschiedenen Embryonen desselben Stadiums in ihrer Zahl und Ausdehnung variiren. Von der dorsomedianen Seite dieser Mesodermflügel nehmen noch immer freie Mesodermzellen

ihren Ursprung, welche sich an deren Aussenseite sowie zwischen dem Hirnrohre und der knopfförmig vorspringenden Ciliarplakode (*Cil. pl.*) ausbreiten. In den folgenden Schnitten 98—100 zeigt sich nun, dass die freien Mesodermzellen das axiale Mesoderm auch an der Durchbruchstelle der ersten Schlundtasche umwachsen, indem sie sich an der oralen Begrenzung dieser Durchbruchstellen um den caudalen Rand des Mandibularbogens herum medialwärts vordrängen. Es liegt also der oralen Wand der ersten Schlundtasche ein schmaler Streifen von freien Mesodermzellen an, welcher in der Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 8 eingezeichnet ist. Stets sind diese Zellen von dem namentlich im Bereiche der centralen Lücken zu einem epithelialen Gefüge vereinigten Zellen des axialen Mesoderms deutlich zu sondern, man sieht nirgends, dass sich Zellen der (axialen) Mesodermflügel — abgesehen von deren dorsomedianen Wandabschnitten — aus ihrem Verbande loslösen und den freien Mesodermzellen angliedern würden. Nirgends findet sich eine Kerntheilungsfigur, die in solchem Sinne gedeutet werden könnte. Dagegen sind die Karyokinesen der dicht an einander gedrängten freien Mesodermzellen stets mit ihrer Axe parallel auf die Oberfläche der Mesodermflügel eingestellt (vergl. Schnitt 94, 95, Hyoidbogen). Dazu kommt, dass die äussersten Elemente derselben so plattgedrückt und keilförmig gestaltet sind, dass man es ihnen förmlich ansieht, wie sie sich ganz allmählich zwischen das Ektoderm und das axiale Mesoderm eingedrängt und vorgeschoben haben. Eine autochthone Entstehung dieser Zellen aus den letzteren erscheint also vollkommen ausgeschlossen. Ganz ebenso wie an der Durchbruchstelle der ersten Schlundtasche verhält es sich mit den äussersten Zellen der vor dem Hörbläschen aufgetretenen Zellgruppe, die sich zunächst an der Aussenseite des Hyoidbogens ventralwärts vorschieben. Auch hier kann es gar keinem Zweifel unterliegen, dass diese Zellen nicht aus den benachbarten Abschnitten des axialen Mesoderms entstanden sind, sondern von der Dorsalseite her sich ausbreiten, woselbst sie in früheren Stadien aus der rege proliferirenden dorsomedianen Wand der Mesodermflügel ihren Ausgang genommen haben. Es scheint, als ob die Bildung der freien Mesodermzellen nicht continuirlich, sondern gewissermaassen schubweise erfolgen würde. Es beginnt sich die dorsale Mesodermkante namentlich dort, wo Mesodermzellen sich zuerst abgelöst haben, schon wieder deutlicher abzugrenzen, während z. B. in den weiter oral gelegenen Gebieten deren Ablösung noch in vollem Gange ist. Die Mesodermflügel erscheinen bis in die Ebene des Schnittes 99 noch paarig angeordnet, wenngleich die strenge Bilateralität bereits da und dort durch kleine Verschiebungen des Zellmateriales in der Medianebene gestört zu werden beginnt. Auf allen zwischen den abgezeichneten gelegenen Serienschnitten greift indess von der dorsalen Seite aus eine mediane Spalte zwischen die beiden Mesodermflügel ein (Schnitt 99), welche in der Ebene des Schnittes 100 in einander übergehen und so ein Verhalten darbieten, welches wir bereits im Schnitte 76 kennen gelernt haben. — Das Mesoderm des Hyoidbogens ist ventralwärts nur so weit isolirt, als die Durchbruchstelle der zweiten Schlundtasche reicht, unterhalb

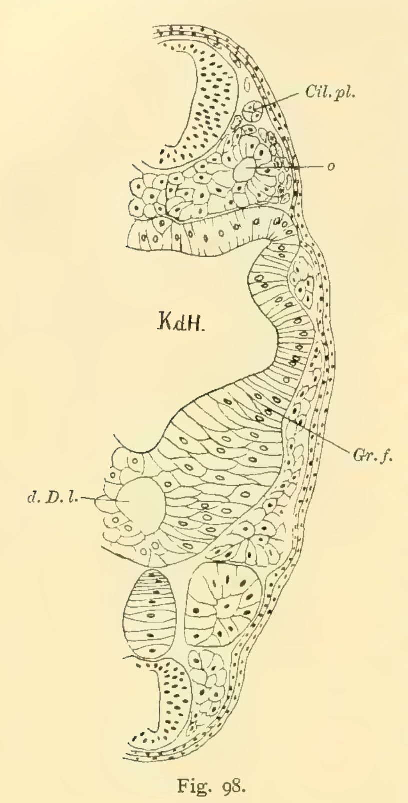


Fig. 98.

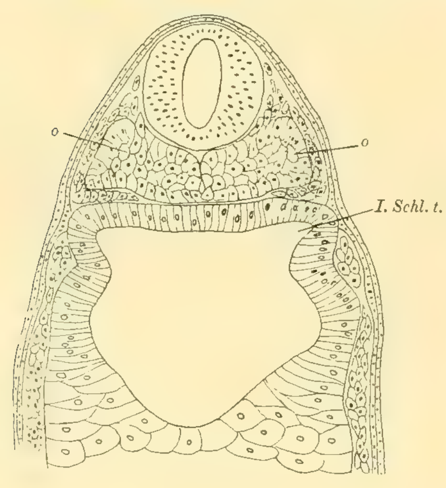


Fig. 99.

derselben ist der seitliche Mesodermmantel noch einheitlich und geht ohne Grenze in den Seitenplattenbezirk über, welcher sich bereits in zwei Zelllagen zu sondern beginnt. Die Darmwand besteht aus hohen, in einschichtiger Lage angeordneten, pallisadenförmig an einander gereihten prismatischen Zellen, welche im Bereiche der Grenzfalte (*Gr.f.*) in die noch indifferenten, schollenförmigen Dotterzellen übergehen. So bildet die Wand dieser Falte gewissermaassen die Differenzirungsgrenze der Darmwand. — Der Schnitt 101 bietet hinsichtlich der Beziehungen der dorsalen Darmwand zum Mesoderm ganz ähnliche Verhältnisse dar, wie der Schnitt 74 vom vorhergehenden Stadium. Die beiden Mesodermflügel gehen, da der Durchbruch der ersten Schlundtaschen noch nicht so weit ventralwärts vorgeschritten ist, continuirlich in den seitlichen, die Dotterzellenmasse bedeckenden Mesodermmantel über. Zwischen den Mesodermflügeln und dem hinteren Pole der Augenblase breiten sich freie Mesodermzellen aus, welche in diesem Gebiete in Folge der Continuität des Mesodermmantels keine Gelegenheit haben, die Oberfläche des Entoderms zu erreichen.

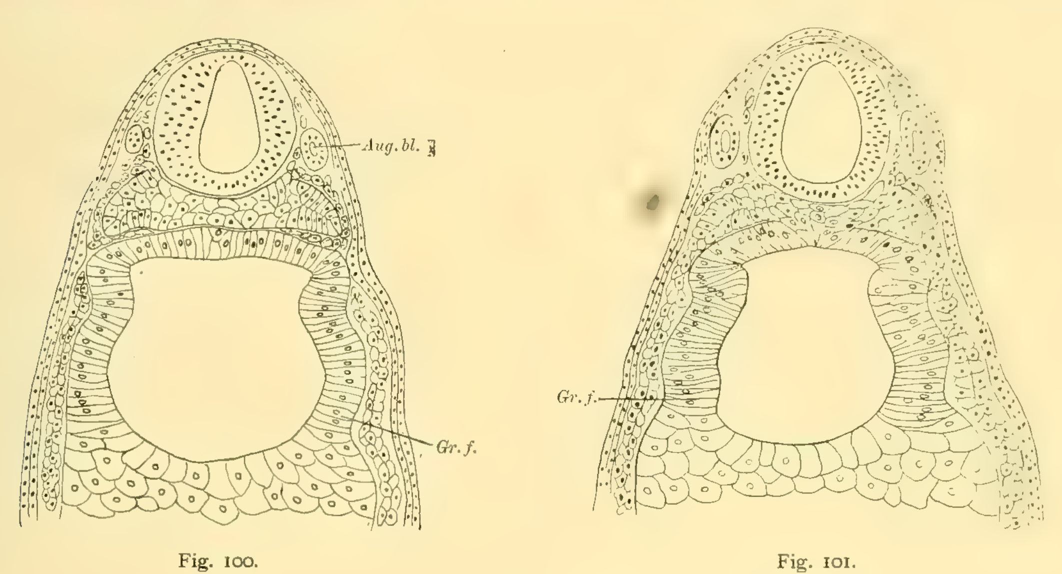


Fig. 100. Fig. 101.

Der Schnitt 102 ist durch den First der entodermalen Grenzfalte gelegt und trifft den Augenblasenstiel. Von der dorsalen (Urdarm-)Wand der inneren Mundbucht sprossen zu beiden Seiten die oralen Abschnitte der Mesodermflügel hervor, die sich über die ventralen Ausläufer der ersten Schlundtaschen in den die Dotterzellenmasse bedeckenden Seitenplattenabschnitt des axialen Mesoderms fortsetzen. In dem letzteren ist auf der rechten Seite gerade in der Concavität der Grenzfalte ein im Schnitte dreiseitig begrenzter Cölomspalt aufgetreten, die erste Anlage der Pericardhöhle (*P. h.*), während auf der linken Seite die Mesodermzellen an der correspondirenden Stelle noch nicht aus einander gewichen sind. — Im Schnitt 103 ist — in etwas schiefer Richtung — der Grund der inneren Mundbucht getroffen, an deren Seitenwand die ersten Schlundtaschen auslaufen. In der Concavität der entodermalen Grenzfalte liegt rechterseits ein mesodermaler Zellcomplex, welcher dem Randstreifen der axialen Mesodermflügel angehört und unmittelbar an die epitheliale, einschichtige Wand des Pericardsackes anschliesst. Der Mesodermrand weist nämlich im Gegensatze zur gegenüberliegenden Seite eine concave Begrenzung auf und erscheint daher im Schnitte isolirt getroffen (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 7, in welcher das Verhalten der rechten Seite dargestellt ist). Derlei Asymmetrien in der Ausbreitung des Mesoderms konnte ich öfters beobachten, doch kommt ihnen wohl keine weitere Bedeutung zu. Auf der linken Seite des Schnittes erscheint der Mesodermmantel noch continuirlich und endigt vorn mit dem mandibularen Mesoderm (*md. M.*), welches von dem oralsten Abschnitte des Kopfmesoderms gesondert ist. Weiter dorsal geht

es continuirlich in das letztere über. Dieses Verhalten ist auf das Eingangs erwähnte, ventralwärts gerichtete Vorwachsen des mandibularen Mesoderms zurückzuführen (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 7). Noch deutlicher tritt es im folgenden Schnitte (Schnitt 104) zu Tage, der mit dem Schnitte 73 zu vergleichen wäre. In diesem Schnitte erscheint das orale Ende der Mesodermflügel getroffen und von dem gewissermaassen gekappten

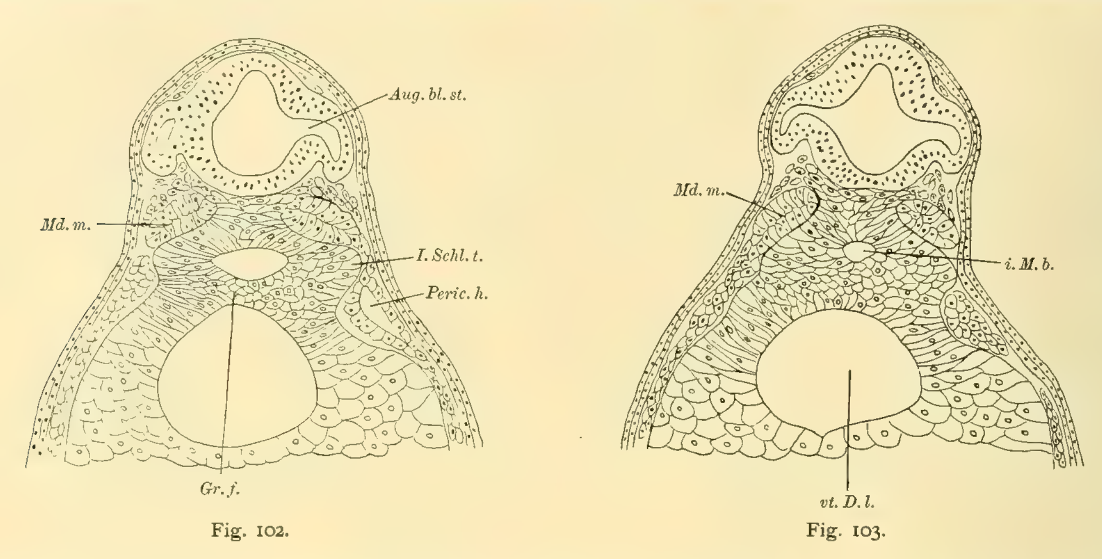


Fig. 102. Fig. 103.

ventralen Ende des Mandibularbogens vollständig getrennt. Das Vortreten des letzteren hat auch eine entsprechende ventrolateralwärts gerichtete Vorwölbung an der Ventralseite des Kopfes zur Folge, die auch in der Oberflächenansicht des Embryos hervortritt (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 30). Das vordere Ende der Urdarmwand schiebt sich, wie im vorhergehenden Stadium, schnabelförmig zwischen das Ektoderm und das Hirnrohr ein (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 8, sowie Schnitt 105). In die seitliche Begrenzung dieser Ausladung gehen auch die vorderen Enden des axialen Mesoderms über. Die Ursprungszone der letzteren ist in der Abbildung 8, Taf. XLV/XLVI braun punktirt eingetragen. Der in der Körpermitte gelegene Theil des axialen Kopfmesoderms, der am Medianschnitte keilförmig zwischen die dorsale Darmwand und die ventrale Hirnwand eingeschoben erscheint, ist in derselben Abbildung

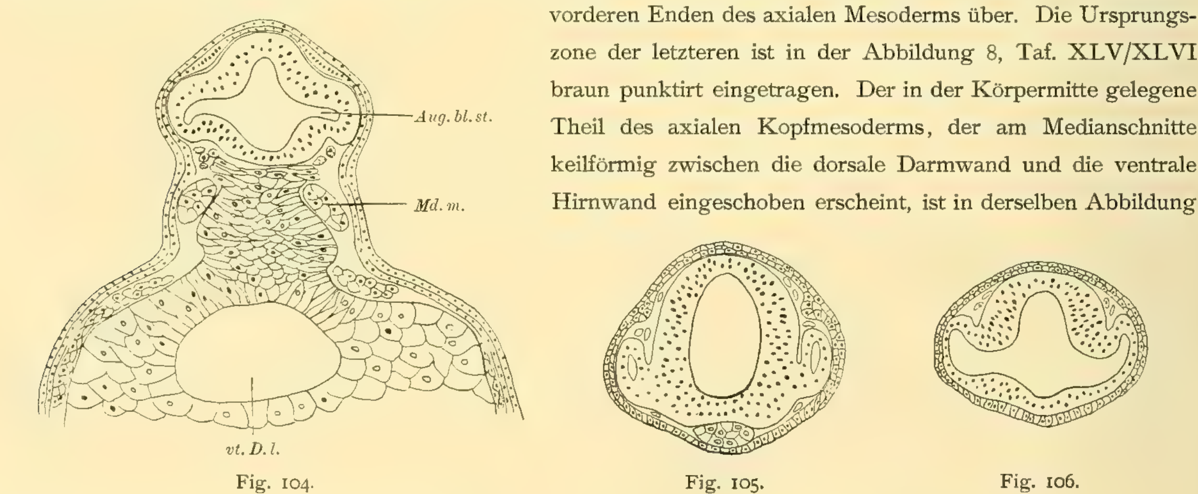


Fig. 104. Fig. 105. Fig. 106.

in braunem Tone dargestellt. — Das Ektoderm ist an der Ventralseite des Kopfes noch in ziemlich grosser Ausdehnung einschichtig (vergl. Schnitt 106). Die Deckschichte des benachbarten, zweischichtigen Ektodermgebietes ist gegen diesen ventromedianen Bezirk an der äusseren Oberfläche des Embryos deutlich abgesetzt. In der Gegend des Neuroporus anterior ist das Ektoderm vom Hirnrohre bereits isolirt (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 8) und erheblich verdickt. Die Ektodermzellen sind an dieser Stelle noch nicht in Schichten angeordnet.

Die Bildung der Ganglienleiste, d. h. die Ablösung ektodermaler Zellen von der Nahtstelle des Medullarrohres (vergl. Schnitt 108) schreitet allmählich caudalwärts fort. Es wurde bereits erwähnt, dass diese Zellen bei *Ceratodus* nicht zu einer wirklichen soliden Leiste zusammengefügt sind, sondern in mehr lockerer Aneinanderlagerung eine Zellkette bilden. — Gleichzeitig macht sich auch eine Verschiebung des Zellmateriales der dorsolateralen Wand des Medullarrohres bemerkbar (vergl. Schnitt 107 ×), deren Zellen sich an der Aussenseite der Zellen, welche das mittlere Drittel der seitlichen Wand des Medullarrohres bilden, ventralwärts vorschieben. Letztere (*) vermehren sich in der Folge ziemlich rasch, wobei die Axe der Kernteilungsfiguren meist parallel zur inneren Oberfläche der Wand eingestellt ist. Dadurch werden die ursprünglich das Lumen begrenzenden,

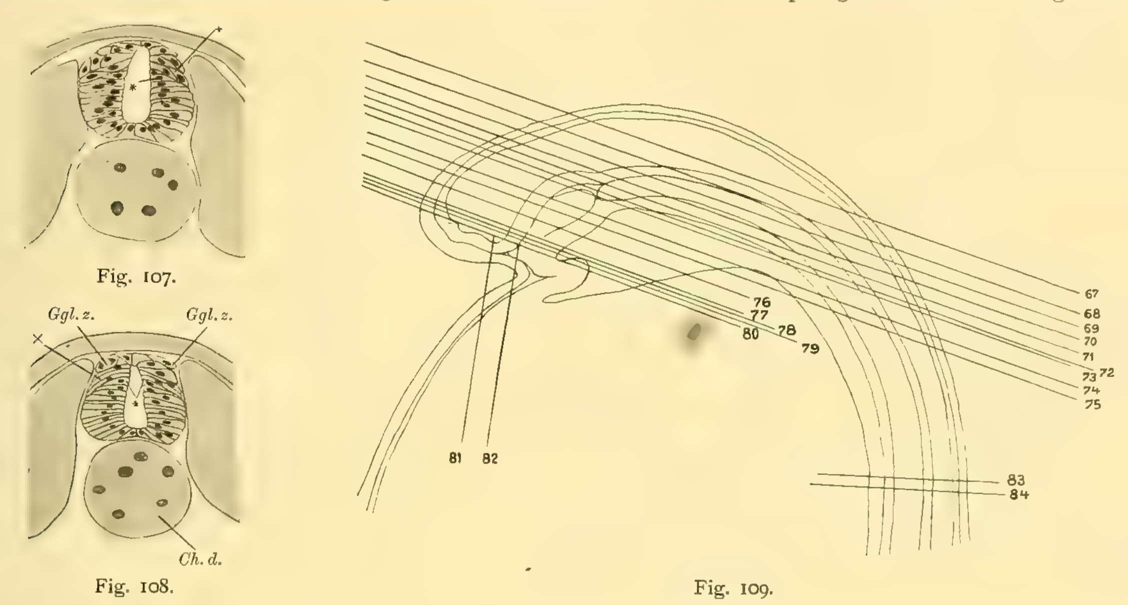


Fig. 107.

Fig. 108.

Fig. 109.

mit einem × bezeichneten Zellen lateralwärts, an die Aussenseite der sich dorsalwärts emporschiebenden Zellen verdrängt (*) und kommen so unter die äussere Oberfläche des Medullarrohres zu liegen [Textfig. 108 [1]]. Diese Zellen fallen durch ihre Grösse und die blasse Färbung ihrer Protoplasmaleiber auf und sind wohl die Vorstufen der sogenannten Hinterzellen.

In der von Semon als **Stadium 31** gekennzeichneten Entwickelungsphase nehmen die oben erwähnten Processe — die Einkrümmung des Hirnrohres und die Abschnürung des Embryos — einen so raschen Fortgang, dass namentlich der Kopfdarm eine bedeutende Gestaltveränderung erfährt. Ich habe daher aus der Mitte dieses Stadiums einen Embryo herausgegriffen (Stadium $30^1/_2$), welcher die bei den Embryonen 30 und 31 bestehenden Zustände vermitteln soll. Vergleichen wir zunächst die Abbildung 8, 9, 10, Taf. LIX/LX, so zeigt sich ganz deutlich, wie durch die zunehmende Einkrümmung des Hirnrohres, durch die allmähliche Näherung der Infundibularregion an das vordere Chordaende der Kopfdarm von vorn her zurückgedrängt wird und wie es zur Bildung eines sogenannten Darmscheitels kommt, der schon im Stadium 31 einen Winkel von ca. 100° ausmacht. Wie

1) Auch die in der Textfig. 109 angegebenen Nummern der Schnittbilder sind durch nachträgliche Einschübe ausser Giltigkeit gesetzt. Es entspricht vielmehr:

No. 67 — 91	No. 72 — 96	No. 77 — 101	No. 81 — 105
„ 68 — 92	„ 73 — 97	„ 78 — 102	„ 82 — 106
„ 69 — 93	„ 74 — 98	„ 79 — 103	„ 83 — 107
„ 70 — 94	„ 75 — 99	„ 80 — 104	„ 84 — 108
„ 71 — 95	„ 76 — 100		

die Ausgüsse des Kiemendarmes erkennen lassen, erfahren mit der dorsalen Darmwand auch die Schlundtaschen eine entsprechende Lage- und Richtungsveränderung. Dies gilt insbesondere für die ersten Schlundtaschen, welche, wie bereits oben erwähnt, zur Zeit ihres ersten Auftretens nahezu parallel mit der Chorda dorsalis verliefen, dann aber gewissermaassen um ihre dorsalen Enden eine Drehung in caudaler Richtung erfuhren, so dass sie im Stadium 31 schon annähernd senkrecht auf die Chorda dorsalis eingestellt sind. Diese Aufrichtung der Schlundtaschen hält mit der Bildung des Darmscheitels gleichen Schritt. Auch die entodermale Mundbucht wurde in ihrer Gestaltung vollkommen verändert. Während sich noch beim Embryo 30 ihr blindes Ende schnabelartig ausladend zwischen das Hirnrohr und das Ektoderm vorschob, wird es beim Embryo $30^1/_2$ zu einer niedrigen conischen Ausladung, die beim Embryo 31 ganz abgestumpft erscheint. Dieses Verhalten steht wohl auch mit der Bildung der Hypophyse in einem gewissen Zusammenhange, die sich als eine quere, leistenförmige Erhebung der Sinnesschichte des Ektoderms zwischen das Entoderm und das Hirnrohr einzuschieben beginnt. — Dagegen hat der Kopfdarm durch das intussusceptionelle Flächenwachsthum der entodermalen Grenzfalte in caudaler Richtung eine wesentliche Vergrösserung erfahren, so dass bereits beim Embryo 31 ein kurzer, rohrförmiger vorderer Darmabschnitt besteht, welcher bis in die Region der zweiten Schlundtasche reicht. Die halbmondförmig gestaltete entodermale Grenzfalte schiebt sich, wie auch die Medianschnitte Fig. 110 und Taf. LIX/LX, Fig. 10 erweisen, frei zwischen der Dotterzellenmasse und der dorsalen Darmwand vor, wodurch der ursprünglich einheitliche vordere, erweiterte Abschnitt der Urdarmhöhle in zwei über einander liegende Etagen gesondert wird, die am Rande der Grenzfalte in einander übergehen und sich caudalwärts in den hufeisenförmig gekrümmten Urdarmkanal fortsetzen. Durch das Vordringen der entodermalen Grenzfalte erfährt also der Kiemendarm zugleich mit dem ventralen Darmlumen eine Vergrösserung auf Kosten des einheitlichen, vorderen erweiterten Abschnittes der Urdarmhöhle. Gegenüber dem freien Rande der entodermalen Grenzfalte bildet die Dotterzellenmasse einen queren Riegel (vergl. Fig. 123), der wohl dadurch entstanden ist, dass die letztere durch das Vordringen der Falte etwas zusammengeschoben wurde (mittelbare Druckwirkung). Gleichzeitig mit der entodermalen Grenzfalte hat sich auch das Ektoderm allerdings nur bis in die Ebene der ersten Schlundtasche vorgeschoben, wodurch die Ventralseite des Kopfes eine erhebliche Vergrösserung erfahren hat (vergl. SEMON Taf. 4, Fig. 31). Demgemäss hat auch die Berührungszone zwischen dem Ektoderm und der ventralen Wand des Kiemendarmes an Umfang zugenommen.

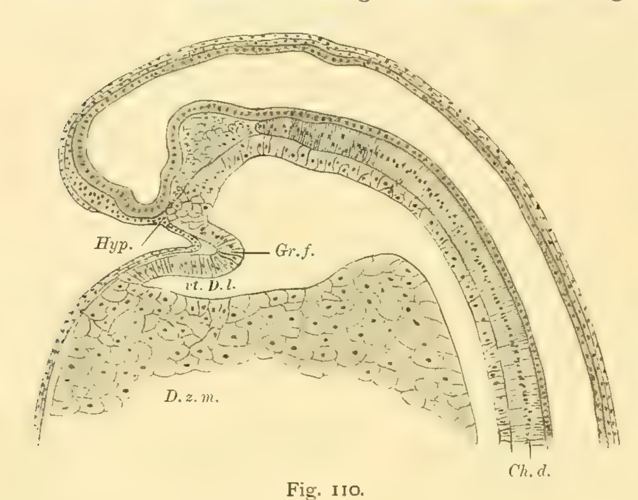


Fig. 110.

Auch in der Seitenansicht des auf Taf. XLV/LXVI, Fig. 9 abgebildeten Modelles macht sich beim Vergleiche mit der Abbildung 7 (derselben Tafel) die durch die stärkere Einkrümmung des Hirnrohres bedingte Vergrösserung des dorsoventralen Durchmessers des Vorderkopfes bemerkbar. Der Mesodermmantel zeigt eine der entodermalen Grenzfalte entsprechende Einfurchung, die durch die Abschnürung des Kopfes, bezw. das Vordringen der Grenzfalte verursacht wird. In der Concavität der Grenzfalte haben sich die von beiden Seiten ventralwärts verschiebenden axialen Mesodermflügel bereits der Medianebene genähert (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 10). An diese ventralen Abschnitte des Mesoderms, welche die Wand der noch paarigen Pericardialhöhlen bilden, schliessen sich unmittelbar jene Verdickungen der ventralen Randstreifen der Mesodermflügel an, die bereits im vorhergehenden Stadium aufgetreten sind und nun weiter caudalwärts vorgegriffen haben (vergl.

Taf. XLV/XLVI, Fig. 9 *P.H., A.h.bl.*). Der freie Rand der Mesodermflügel gewinnt dadurch ein wulstiges Aussehen. — In dem durch die Grenzfalte abgeschnürten, vorderen Kopfgebiete tritt vor Allem die Sonderung der beiden Ganglien des Trigeminuscomplexes deutlich in Erscheinung. Mit der Vergrösserung des dorsoventralen Durchmessers des Vorderkopfes hat auch eine Verlängerung der durch die Schlundtaschen von einander gesonderten Abschnitte der axialen Mesodermflügel — der Visceralbögen stattgefunden. Der vor und ventral von der Durchbruchstelle der ersten Schlundtaschen gelegene Mandibularbogen erscheint durch eine ziemlich tiefe Spalte von dem vordersten Endabschnitte des axialen Mesoderms gesondert, dessen Ursprungszone, wie die Abbildung 10 der Taf. XLV/XLVI zeigt, noch in die Urdarmwand eingeschaltet ist.

Weitere Aufschlüsse über das Verhalten des Mesoderms und Ektoderms geben die beigefügten Frontalschnitte, deren Ebenen im Schnittbilde 123 angegeben sind. In Anbetracht der Gestaltveränderung des Vorderkopfes lassen derartige Schnitte die fraglichen Verhältnisse noch am besten erkennen. Die Schnitte sind etwas mehr in caudaler Richtung geneigt, als die Schnitte 91—101, so dass im ersten Schnitte (Schnitt 111) die dorsale

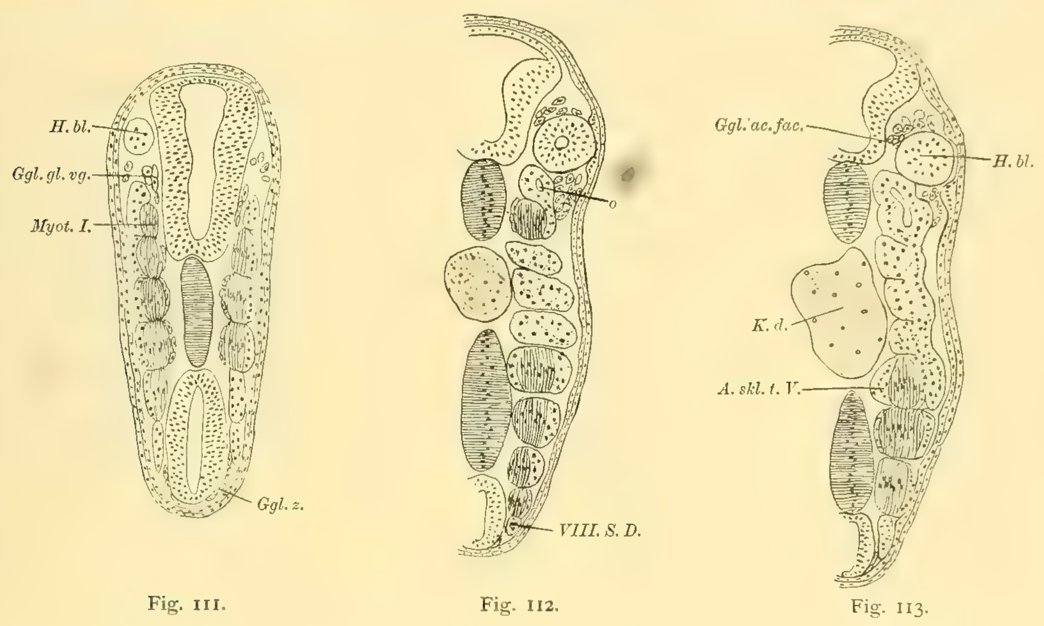


Fig. 111. Fig. 112. Fig. 113.

Wand des Hörbläschens zugleich mit den vorderen 6 Dorsalsegmenten zur Ansicht kommt, deren mediale Wände sich bereits im vorhergehenden Stadium zu Myotomen differenzirt haben. Zwischen den dorsalen Kanten der Segmente und dem Medullarrohre schieben sich die abgeplatteten Zellen der sogenannten Ganglienleiste (*Ggl. z.*) ein, die vorn mit der Anlage des Glossopharyngeus-Vagus (*Ggl. gl. vg.*) ihren Abschluss findet. An der medialen Wand der Myotome 2—4 werden die (Angio-)Sclerotome sichtbar (vergl. Textfigg. 112, 113), deren Zellen sich bereits aufzulockern und frei zu werden beginnen. Die Angiosclerotome nehmen, wie bei anderen Wirbelthieren, an der Uebergangsstelle des Myotomes in die ventrale, dem Darm anliegende Wand der Mesodermflügel ihren Ausgang (vergl. Schnitt 122) und schieben sich zunächst dorsalwärts zu beiden Seiten der Chorda dorsalis empor. Diese ventrale Wandzone ist, der Krümmung des Embryos entsprechend, im Schnitt 112 flach getroffen. Die laterale Wand des 1. Dorsalsegmentes hängt, so wie im Schnitt 92, unmittelbar mit dem unsegmentirten Abschnitte des Kopfmesoderms zusammen, in welchem eine centrale Höhle (*o*) bemerkbar ist, die etwas weiter ventral (vergl. Schnitt 113) mit dem ventralen Abschnitte der ersten Segmenthöhle communicirt. Vor und hinter dem noch nicht ganz abgeschnürten Hörbläschen finden sich zerstreute, spindelförmige oder ovoid gestaltete freie Mesodermzellen. Der vorderen, unteren Wand der Hörblase liegt die Anlage des Acusticofacialis (*Ggl. ac. fac.*) dicht an. — Im

Schnitte 114 ist das dorsale Ende der zweiten Schlundtasche getroffen (*II. Schl. t.*), die das Mesoderm des Hyoidbogens caudal begrenzt. Dieses steht unter der Acusticofacialisanlage mit dem dorsalen Abschnitte der centralen Mesodermflügel im Zusammenhange (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 9), in dessen Inneren sich eine Strecke weit nach vorn eine Spalte verfolgen lässt, die weiter caudal (Schnitt 113) mit der Höhle des 1. Dorsalsegmentes communicirt. Die Anlage des Acusticofacialis ist vorn von freien Mesodermzellen umgeben, die sich nur durch ihre lockere Anordnung von den ganz ähnlich gestalteten, aber dichter zusammen geschlossenen ektodermalen Zellen unterscheiden. An der Dorsalseite, besonders wenn Schiefschnitte vorliegen, ist die Grenze zwischen den Ganglienanlagen und den freien Mesodermzellen schwer zu bestimmen. Hier lehrt vor allem der Vergleich mit früheren und späteren Stadien, dann die Berücksichtigung der ganzen Ausbreitung der freien Mesodermzellen, sowie des Verhaltens derjenigen Stellen, wo keine Ganglien zur Anlage kommen — so z. B. in der Umgebung der Augenblase — das Richtige treffen. — Ein ventrolateraler, ins Mesoderm eingesenkter

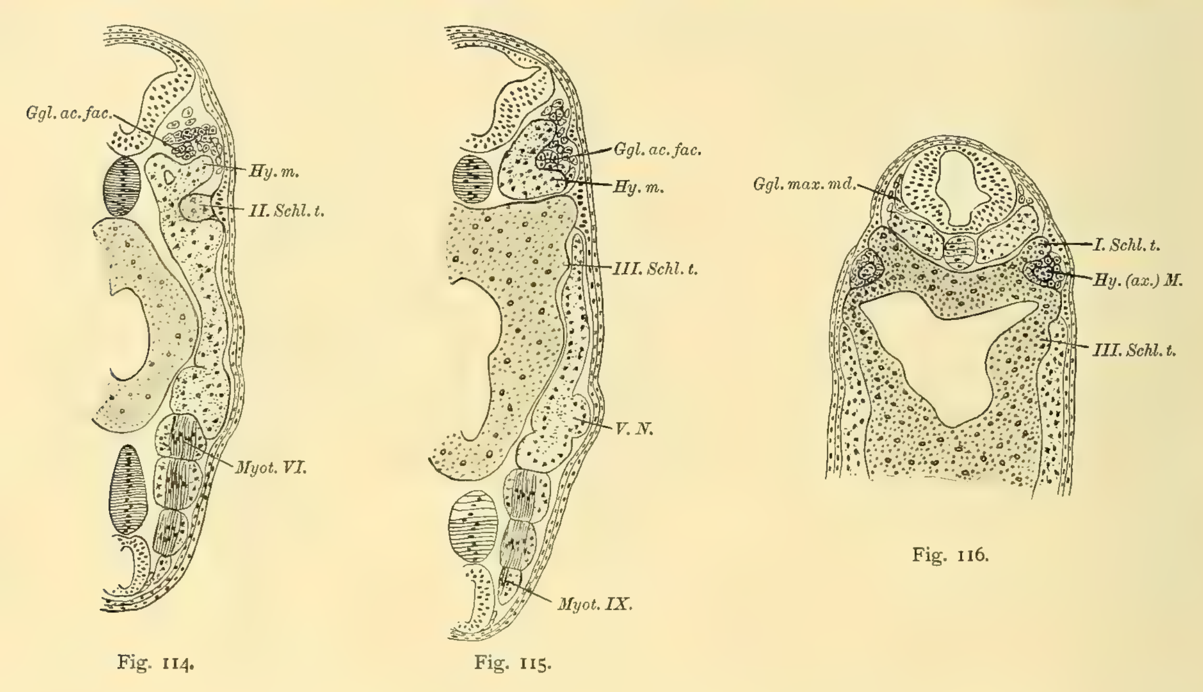


Fig. 114. Fig. 115. Fig. 116.

Fortsatz der Ganglienanlage lässt sich bis in die Ebene des Schnittes 115 verfolgen. Schräg gegenüber weist die Sinnesschichte des Ektoderms eine Verdickung auf, die das dorsale Ende der ersten Schlundtasche markirt. Hinter der zweiten Schlundtasche tritt eine kleine, leistenförmige Ausladung der seitlichen Wand des Kiemendarmes vor, die erste Anlage der dritten Schlundtasche (*III. Schl. t.*; vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 10). An der Stelle, wo das 5. Dorsalsegment in den Seitenplattenbezirk übergeht, besteht ein noch solider Vorsprung des Mesoderms, die Anlage des ersten Vornierentrichters (*V. N.*).

Im Schnitte 116 erscheinen die dorsalen Abschnitte der ersten Schlundtasche, deren seitliche Ränder in die verdickte bezw. erhöhte Sinnesschichte des Ektoderms eingebettet sind. Die Deckschichte fehlt an der Berührungsstelle nur mehr in einem ganz umschriebenen, dorsalen Bezirke. Weiter ventral — etwa von der Ebene des Schnittes 118 ab — ist das Ektoderm zweischichtig. Die zwischen den Durchbruchstellen der beiden vorderen Schlundtaschen gelegene Zone der ursprünglich einheitlichen Mesodermflügel erscheint in den Schnitten 114—117 von einem Mantel freier Mesodermzellen umgeben, die sich in der letzten Entwickelungsphase (vergl. Schnitt 95) auch zwischen dem Darme und dem axialen Mesoderm ausgebreitet, das letztere

gewissermaassen umwachsen haben. Im Schnitte 118 erscheint dieser Mantel freier Mesodermzellen discontinuirlich, indem diese Zellen erst die äussere und die caudale Seite des (axialen) Hyoidmesoderms überwachsen haben. Auch in diesem Gebiete bestehen zwischen den beiden Zellcomplexen keine genetischen, sondern nur nachbarliche Beziehungen. — Der Schnitt 117 ist durch das vordere Ende der Chorda dorsalis und die in gleicher Höhe gelegene Anlage des Ganglion maxillomandibulare (*Ggl. max. md.*) geführt. Letztere hat an Umfang etwas zugenommen und beginnt mit der ventrolateralen Hirnwand in Verbindung zu treten. Ein ventrolateral gerichteter Ausläufer der Ganglienanlage reicht an der Aussenseite des axialen Mesoderms bis in die Ebene des Schnittes 118. An diesem Schnitte zeigt sich, dass die Umwachsung des axialen Mesoderms des Vorderkopfes durch die freien Mesodermzellen weitere Fortschritte gemacht hat. Ein Vergleich mit den correspondirenden Schnitten 98 und 99 zeigt ferner, dass jene Bilateralität des Mesoderms, die in dessen prächordalem Abschnitte in früheren Stadien so deutlich zum Ausdrucke kam, durch eine — wohl durch die Einkrümmung des Hirnrohres verursachte — Verschiebung des Zellmateriales gestört wurde. Die Zellgrenzen sind in der Medianebene ganz unregelmässig durch einander geschoben. Der Schnitt 117 trifft bereits die seitlichen Ausläufer der entodermalen Grenzfalte (*Gr. f.*), in deren Concavität weiter ventral — wie der Schnitt 119 zeigt — sich die beiden Pericardialsäcke zu entfalten beginnen. Letztere sind noch bilateral-symmetrisch angeordnet; die zu beiden Seiten herabwachsenden Mesodermflügel, in deren ventralen Abschnitten der Cölomspalt aufgetreten ist, haben die Medianebene noch nicht erreicht. Das ventrale Ende der zweiten Schlundtasche läuft im Schnitte 119 unter dem Mesodermmantel aus (*II. Schl. t.*), so dass also das Hyoidmesoderm nur ganz unvollständig von den sogenannten Pericardsäckchen gesondert erscheint. — Das vor der ersten Schlundtasche gelegene mandibulare Mesoderm ist bereits in seiner

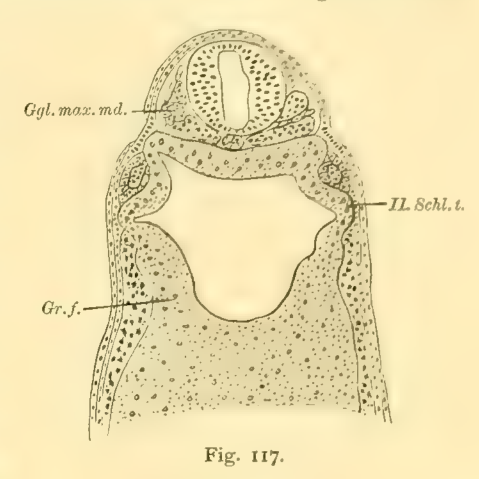
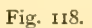


Fig. 117.




Fig. 118.

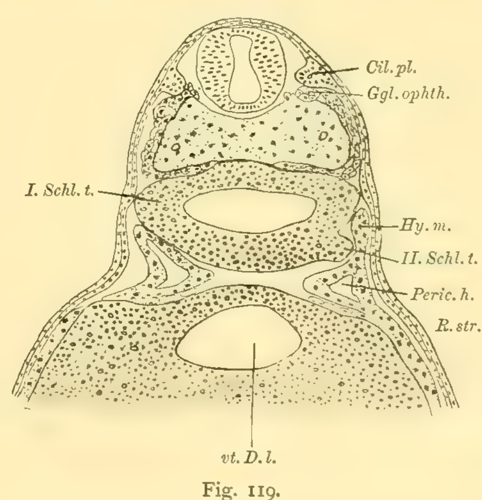


Fig. 119.

ganzen Aussen- und Ventralseite von freien Mesodermzellen umgeben. Allenthalben besteht jedoch zwischen den beiden Zellcomplexen eine scharfe Grenze, nur nicht an der dorsalen Kante der Mesodermflügel. Gegenüber der letzteren tritt an der Innenseite des Ektoderms pilzförmig die Ciliarplakode (*Cil. pl.*) vor, die in ihrem Inneren einen kleinen Hohlraum bildet, der von den in epithelialem Gefüge an einander gereihten Zellen der Sinnesschichte des Ektoderms begrenzt wird. — Im unmittelbaren Zusammenhange mit der einschichtigen epithelialen

Wand der Pericardialsäcke ist in dem frontal geführten Schnitte 119 (vergl. Textfig. 123) auch das vordere Ende des verdickten Randstreifens (*R. str.*) der axialen Mesodermflügel getroffen (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 9). Auf der linken Seite des Schnittes bietet sich ein ähnliches Bild dar, wie auf der rechten Seite des Schnittes 103, sowie des folgenden Schnittes 120. Der in Folge einer ungleichmässigen Ausbreitung der Mesodermflügel ein wenig concav begrenzte Randstreif erscheint zweimal getroffen. Von diesem verdickten, zellreichen vordersten Abschnitte des Randstreifens lösen sich freie Mesodermzellen los, die sich unter der Splanchnopleura der Pericardialsäcke medialwärts gegen die Grenzfalte zu bewegen. — Letztere ist im Schnitte 120 in ihrem mittleren Abschnitte getroffen. Ihre beiden Blätter sind in diesem Gebiete einander noch fast bis zur Berührung genähert (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 10, sowie Taf. LIX/LX, Fig. 10). An dem vorliegenden Schnitte erscheint das Mesoderm von der dorsalen Darmwand bereits vollkommen losgelöst (vergl. Schnitt 101) und hängt zu beiden Seiten, unterhalb der Durchbruchstelle der ersten Schlundtaschen continuirlich mit dem vordersten Seitenplattenbezirke zusammen, in welchem die Pericardialhöhlen entstanden sind. Die Mesodermflügel umgeben also am abgebildeten Schnitte zwingenförmig den nahezu dreieckig begrenzten Kiemendarm, der nach vorn in die entodermale Mundbucht ausläuft. — Die freien Mesodermzellen, welche schon im vorhergehenden Stadium an der Durchbruchstelle der ersten Schlundtasche den caudalen Rand des Mandibularbogens umwachsen hatten, haben sich an der Oberfläche des Entoderms weiter ausgebreitet und in die Concavität der entodermalen Grenzfalte eingeschoben, woselbst sie zwischen der Darmwand und den Pericardialsäckchen eingekeilt liegen. Gegen dieselbe Stelle bewegen sich diejenigen freien Mesodermzellen, welche sich in diesem Entwickelungsstadium von dem unmittelbar an die Pericardialsäcke anschliessenden freien Randabschnitte der Mesodermflügel abgelöst haben (vergl. Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 10). Letztere sind indess noch nicht so zahlreich, wie die von vorn her vordringenden Zellen, die von der hinter den Augenblasen aufgetretenen Gruppe stammen. Der bei stärkerer Vergrösserung abgebildete zweitnächste Schnitt der Serie (vergl. Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 3) weist nur Zellen der letzteren Gruppe auf, die ebenso wie die ersteren der Wandung der Pericardialsäcke innig angelagert sind. Doch zeigt sich nirgends, dass sich aus dem Verbande der Splanchnopleura Zellen ablösen und den freien Mesodermzellen angliedern würden. Zwischen beiden besteht an Schnitten, welche die Wandung der Pericardialhöhle senkrecht treffen, stets eine deutliche durchgreifende Grenzlinie, die nirgends unterbrochen erscheint. Auch in dem bei stärkerer Vergrösserung abgebildeten Schnitte ist der verdickte, zellreiche Randstreif der Mesodermflügel zweimal getroffen, an seinem vordersten, an den Pericardialsack grenzenden Abschnitte und etwas weiter distal. Zwischen den beiden Abschnitten tritt die bei der Ausbreitung der Mesodermflügel zusammengedrängte Dotterzellenschichte wulstförmig vor (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 10).

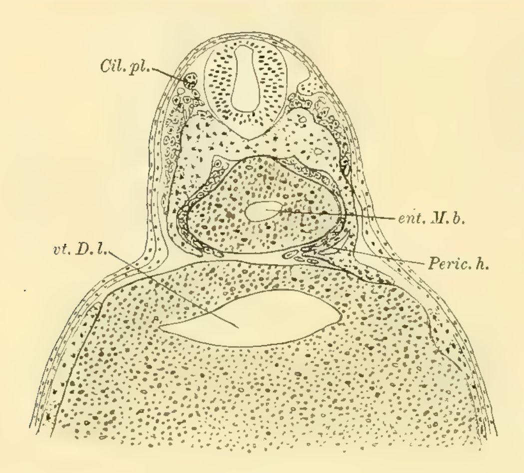


Fig. 120.

Bereits im Schnitte 120 erscheint das Mesoderm des Mandibularbogens von den vordersten Abschnitten des axialen Mesodermflügels durch Einschnitte gesondert, die das Ende jener Spalte bilden, die an der äusseren Oberfläche des Mesodermmantels eindringt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 9). Diese Spalte wird in Folge des raschen Vorwachsens des mandibularen Mesoderms immer länger. Die vordersten Abschnitte des axialen Mesoderms hängen an dem auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 3 abgebildeten Schnitte noch mit der dorsalen Urdarmwand zusammen. Ihre Ursprungszonen erscheinen mit einander vereinigt. Sowohl im mandibularen, als im vordersten Abschnitte des Mesoderms bemerken wir kleine centrale Hohlräume. Im Bereiche der dorsalen Mesoderm-

kante dauert die Ablösung von freien Mesodermzellen noch an. Diese dringen auch in die Spalte zwischen dem mandibularen und dem vordersten Mesoderm ein (Schnitt 121) und sammeln sich auch am ventralen Rande des ersteren an, so dass die Mandibularbögen (s. str.), so weit sie Abschnitte des ursprünglichen, axialen Mesodermflügels sind, fast allseitig von freien Mesodermzellen umgeben sind. Sie bilden nun das axiale Mesoderm der Mandibularbögen (s. l.). Der Schnitt 122 trifft das ventrale Ende der Mandibularbögen (rechterseits auch das von freien Mesodermzellen überlagerte Ende des axialen Mesoderms, vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 9). Das allmähliche Vorrücken des Mesoderms verursacht die von SEMON (1893) auf Taf. 4, Fig. 31 dargestellte Vorwölbung des Ektoderms an der ventralen Oberfläche des Vorderkopfes. — Die zellreichen ventralen Randstreifen der Mesodermflügel weichen nun, der Concavität des Mesodermrandes entsprechend, immer weiter auseinander. Im Bereich des sogenannten mesodermfreien Feldes liegt die einschichtige vordere Wand des ventralen Darmlumens dem Ektoderm noch unmittelbar an. Im Schnitte 122 ist auch die Dorsalseite mitgezeichnet. Die Dorsalsegmente hängen mit dem Seitenplattenabschnitte der Mesodermflügel noch zusammen. Nahe der virtuellen Grenze dieser beiden Abschnitte ist der primäre Harnleiter in Ablösung begriffen. Ungefähr an der Stelle, wo sich die Mesodermflügel von der (Ur-)Darmwand abgelöst haben, unmittelbar angrenzend an den Myotomabschnitt, sind die Angiosklerotome successive in Bildung begriffen.

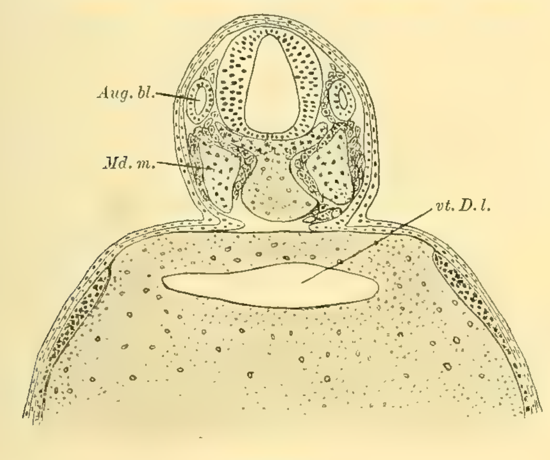


Fig. 121.

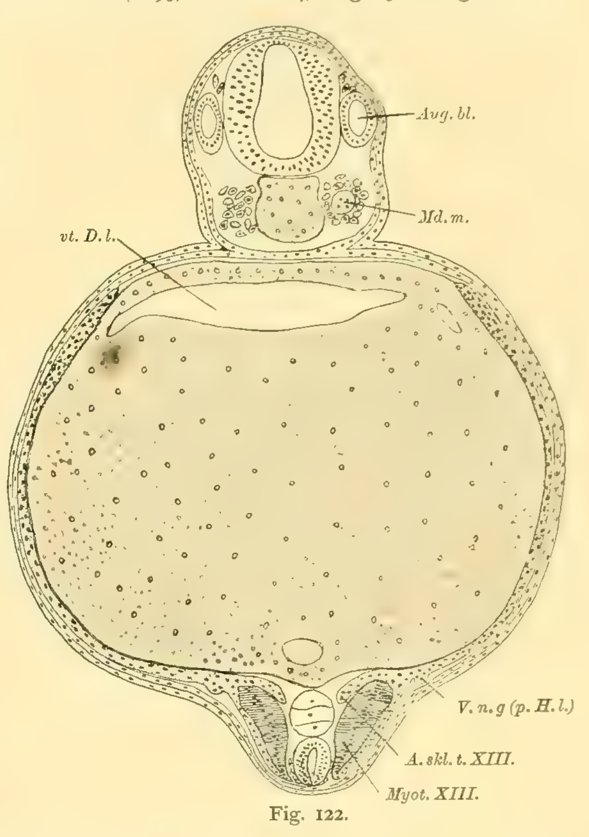


Fig. 122.

Ueberblicken wir die Gesammtausbreitung der freien Mesodermzellen an der äusseren und inneren Seite der primären axialen Mesodermflügel bezw. an der Oberfläche des Entoderms (vergl. die Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 9, 10), so zeigt sich vor Allem, dass diese Zellen je nach ihrem ersten Auftreten eine verschieden grosse Oberfläche bedecken. Die erst im Stadium 30 hinter dem Hörbläschen aufgetretene Gruppe ist noch auf ein eng umschriebenes Gebiet beschränkt, welches einerseits vom Hörbläschen und der Ebene der ersten Myocommas begrenzt wird, andererseits in der dazu senkrechten Richtung nicht weit über die Höhe des dorsalen und ventralen Poles der Hörblase hinausgreift. Die Gruppe von Zellen, welche sich im Stadium 28/29 vor dem Hörbläschen von der dorsomedianen Wand der Mesodermflügel abgelöst haben, hat sich in dem zwischen der Hörblase und der ersten Schlundtasche gelegenen Gebiete ausgebreitet und erstreckt sich im

Hyoidbogen sowohl an der Aussen- wie an der Innenseite des axialen Mesoderms bis an das ventrale Ende dieses Bogens bezw. bis in das Niveau des ventralen Endes der zweiten Schlundtasche. Am weitesten hat sich der zuerst, im Stadium 26 hinter den Augenblasen freigewordene Zellcomplex verbreitet, welcher nun schon fast den ganzen, vor der ersten Schlundtasche gelegenen Theil der Seitenfläche des Vorderkopfes überlagert, mit Ausnahme des über und vor den Augenblasen befindlichen Gebietes. Der zugehörige Abschnitt des axialen Mesoderms erscheint vollständig von diesen Zellen bedeckt, welche sich an dessen Innenseite, an der Oberfläche der vorderen Wand der ersten Schlundtasche, sowie im Bereiche der Concavität der entodermalen Grenzfalte vorgeschoben haben. — In den letzten Stadien konnten wir also das ventral- und dorsalwärts gerichtete, durch eine lebhafte Proliferation geförderte Vordringen dieser Zellen Schritt für Schritt verfolgen. Die Zellen, welche in die Concavität der entodermalen Grenzfalte gelangt sind, erscheinen als die äussersten Ausläufer dieses Complexes und stammen in letzter Linie von der dorsomedianen Wand der axialen Mesodermflügel. — Die Abgrenzung der Mesodermflügel bezw. des axialen Mesoderms des Mandibular- und Hyoidbogens gegen die freien Mesodermzellen ist auf allen Schnitten, welche diese Abschnitte senkrecht auf ihre Oberfläche treffen — abgesehen von der dorsomedianen Wand der Mesodermflügel — ganz exact durchführbar und wird schon im Stadium 31 noch dadurch erleichtert, dass die spindeligen und verhältnissmässig kleinen freien Mesodermzellen die ihnen aufgespeicherten Dotterkörnchen viel rascher resorbiren, als die indifferenten, grossen, zum Theil in epithelialer Anordnung dicht an einander gefügten Zellen der Mesodermflügel, welche in allen Abschnitten noch eine vollkommen einheitliche Formation darstellen. Dieser Unterschied macht sich auch in der Tinction der Dotterplättchen bemerkbar (vergl. Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 3). — Nirgends — abgesehen von der dorsomedianen Wand — sieht man aus dem innigen Verbande des axialen Mesoderms Zellen austreten, nirgends, und insbesondere nicht im Gebiete der Seitenplatten bezw. der Pericardialwand sind Kernteilungsfiguren zu sehen, deren Stellung für eine Abgabe von Zellmaterial aus den Mesodermflügeln an die freien Mesodermzellen sprechen würden. Ich kann dies mit aller Bestimmtheit angeben, da ich — offen gestanden — derartige Beziehungen erwartet hatte und eine ganze Reihe von Embryonen eigens zu dem Zwecke verarbeitete, um etwaige genetische Beziehungen zwischen der Splanchnopleura und jenen freien Mesodermzellen festzustellen; dabei wurde ich allerdings gründlich enttäuscht. Als ich dann die fraglichen Zellen durch die verschiedenen Stadien Schritt für Schritt zurückverfolgte, wurde ich auf jene Vorgänge an der dorsalen Kante der Mesodermflügel aufmerksam, von welcher diese freien Mesodermzellen ihren Ursprung nehmen.

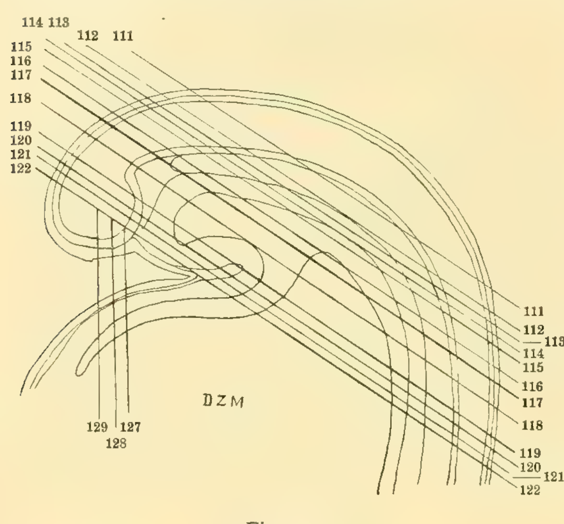


Fig. 123.

Die ganze Anordnung des Mesoderms, sowie insbesondere die Beziehungen des segmentirten Mesoderms zu dem vor der Myotomreihe gelegenen Mesodermabschnitte veranschaulichen vor Allem Sagittalschnitte in sehr übersichtlicher Weise. Ich habe daher drei solche Schnitte abgezeichnet, von denen der eine (Schnitt 124) von einem Embryo, Stadium 30b, die beiden anderen (Schnitte 125, 126) von einem Embryo, Stadium 31 stammen. Der erste Schnitt, welcher durch das Gebiet der Augenblase, sowie der Ciliarplakode (*Cil.pl.*) gelegt ist, trifft die Dorsalsegmente etwas schief, bei den vorderen von ihnen sind die Myotome angeschnitten, denen dorsal und ventral Zellgruppen anliegen, die der Seiten- bezw. ventralen Wand der Segmente

angehören (vergl. Schnitt 122). Das 5. und das 6. Segment sind lateral vom Myotom nahe dem Uebergange ihrer ventralen und seitlichen Wand in den Seitenplattenbezirk getroffen, woselbst noch Reste der Segmenthöhle erhalten geblieben sind. Wie bereits oben erwähnt, greift die erste segmentale Spalte zwischen dem 1. und 2. Dorsalsegmente ein, von denen sich das erstere nur durch Differenzirung des Myotoms nach vorn zu abgrenzt. Die seitlichen und basalen Abschnitte der Wand des 1. Segmentes setzen sich continuirlich in das vor ihm gelegene Mesoderm fort. Ebenso communicirt auch das in dem letzteren aufgetretene Lückenwerk an der Vorder- und Aussenseite des ersten Myotomes mit der ersten Segmenthöhle. Letztere wurde wohl in Folge der etwas geringeren Breitenentfaltung des ersten Myotomes in ihrer Ausdehnung nicht so eingeschränkt, wie die Höhlen der folgenden Segmente. Der vor dem ersten Myotome gelegene Mesodermabschnitt folgt dem Verlaufe der Darmwand und biegt vor der ersten Schlundtasche, der Krümmung des Darmscheitels entsprechend, sichelförmig ventralwärts um. An der dorsalen Begrenzung des Mesoderms prägt sich deutlich jene wellenförmige Linie aus, die einerseits dadurch hervorgerufen wird, dass die Hörblase und die von der Dorsalseite des Hirnrohres an dessen Seitenfläche herabrückenden Ganglienanlagen sich gewissermaassen in das Mesoderm einsenken, andererseits dadurch, dass das letztere nur zwischen diesen Gebilden Platz findet, um sich auszubreiten. Von

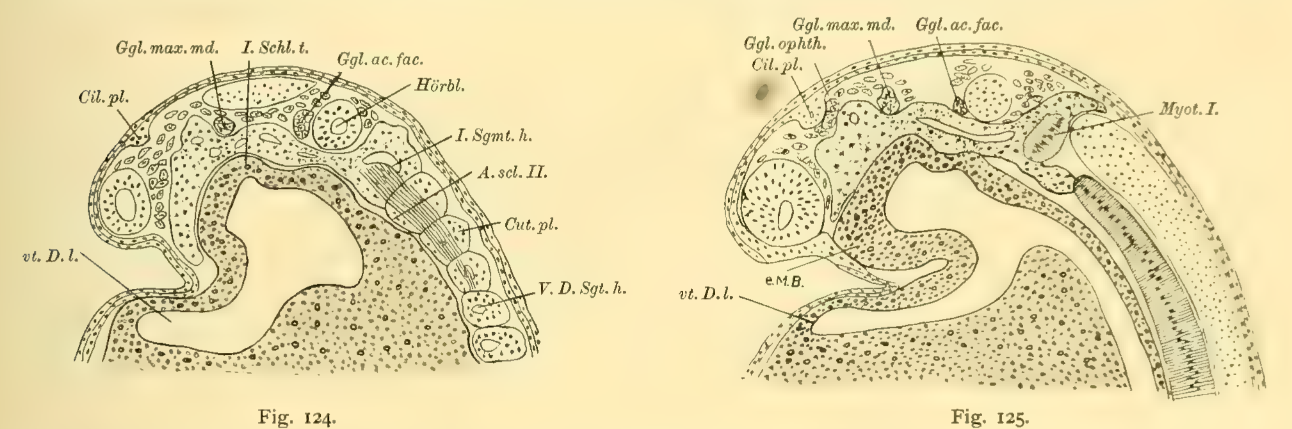


Fig. 124. Fig. 125.

einer Segmentirung, d. h. einer Sonderung in einzelne hinter einander gelegene metamere, den Dorsalsegmenten entsprechende Abschnitte ist in dem vor dem ersten Myotome befindlichen Theile des Mesoderms nichts zu bemerken. Wohl treten in dessen Innerem da und dort kleine Lücken und Hohlräume auf, so namentlich in dem dorsal von den beiden vorderen Schlundtaschen gelegenen Mesodermabschnitte. Dabei zeigt sich jedoch, dass diese Lücken nicht nur auf den beiden Seiten eines und desselben Embryos, sondern auch bei einzelnen Exemplaren desselben Stadiums hinsichtlich ihrer Lage und Ausdehnung derartigen Verschiedenheiten unterworfen sind, dass von einer Constanz oder gar einer Gesetzmässigkeit ihres Auftretens nicht gesprochen werden kann. Diese Lücken confluiren mit einander zur Bildung grösserer Hohlräume; so sehen wir beim Embryo 31 den ganzen zwischen der Anlage des Ganglion maxillomandibulare und dem ersten Myotome gelegenen Mesodermabschnitt von einem Längscanal durchzogenen (Schnitt 125), der vor dem ersteren nach aussen umbiegt und in der im Schnitte 112, 113 dargestellten Weise mit der ersten Segmenthöhle communicirt. Auch in dem vor der Trigeminusanlage befindlichen Mesodermabschnitte erscheint ein ziemlich ansehnlicher Hohlraum eröffnet. Sehr deutlich tritt im abgebildeten Schnitte 125 die durch das Hörbläschen und die Nerven- bezw. Ganglienanlagen verursachte Gliederung der dorsalen Mesodermkante zu Tage, welche durch die ventrolateralwäts auswachsenden Fortsätze der Nervenanlagen vervollständigt wird. So sehen wir an der Stelle, wo sich jener Fortsatz des Acusticofacialis entwickelt, an einem weiter lateral geführten Sagittalschnitte (Schnitt 126) den centralen Canal unterbrochen. An diesem Schnitte ist die Sonderung des mandibularen Mesoderms vor

den vordersten Abschnitten des axialen Mesoblasts (*) zu vermerken. Auch die Verteilung der freien Mesodermzellen, ihre Gruppirung in der Gegend der Trigeminusanlage und der Ciliarplokade, sowie vor und hinter dem Hörbläschen lässt sich ganz deutlich erkennen.

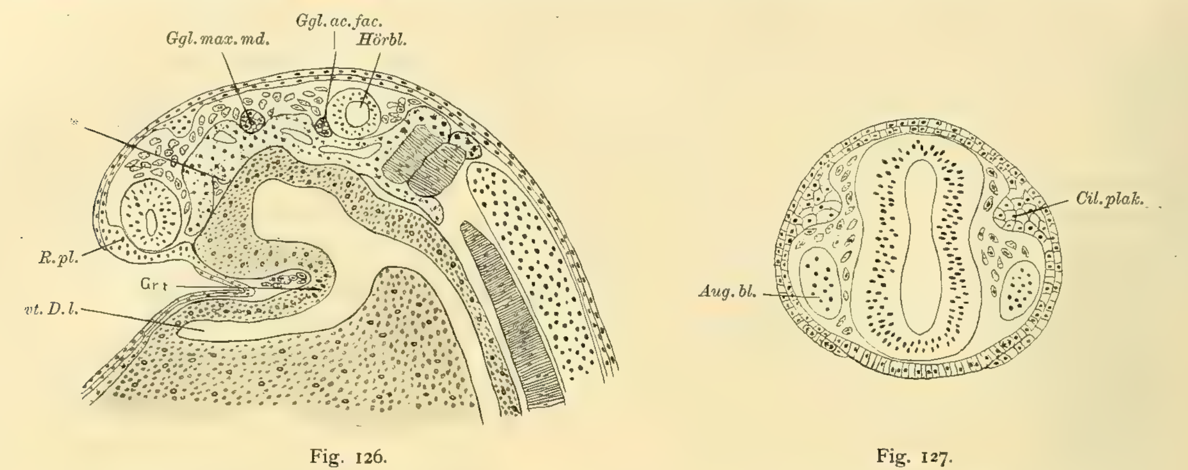


Fig. 126. Fig. 127.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten des Ektoderms an der Ventralseite des Vorderkopfes, worüber einige Querschnitte (Schnitte 127—129) Aufschluss geben sollen. Ein durch den hinteren Pol der Augenblase, sowie der Ciliarplakode (*Cil. pl.*) geführter Querschnitt (Schnitt 127), trifft die Ventralseite des Vorderkopfes in einer Ebene, in welcher im vorhergehenden Stadium noch jene schnabelartige Ausladung der Wand der inneren Mundbucht zu sehen war (vergl. Schnitt 105), die nun wohl in Folge der zunehmenden Einkrümmung des Hirnrohres als solche vollkommen verschwunden ist; das Hirnrohr erscheint dem Ektoderm unmittelbar angelagert. Auf diese Verhältnisse wurde indess bereits oben Rücksicht genommen. In der Anordnung des Ektoderms hat sich nichts geändert. Wie im vorhergehenden Stadium ist das Ektoderm an der Ventralseite des Kopfes in grösserer Ausdehnung einschichtig; die Deckschichte hört beiderseits mit scharfem Rande auf. Entlang diesem Rande findet sich an der äusseren Oberfläche (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 31) eine furchenartige Vertiefung. — In der Transversalebene des Augenblasenstieles (Schnitt 128) erscheint das Ektoderm an der Ventralseite des Kopfes im Bereiche einer mittleren Zone etwas verdickt, die pallisadenförmige Anordnung der prismatischen oder cubischen Zellen, ist durch die Einlagerung von plumpen, unregelmässig geformten Zellen gestört. Wir befinden uns hier bereits im Gebiete des ursprünglichen Neuroporus anterior, der Nahtstelle des Hirnrohres. Auch am Medianschnitte durch den Embryo 30b war diese Verdickung zu bemerken (Schnitt 110). — Die Breitenausdehnung des freiliegenden Bezirkes der Sinnesschichte des Ektoderms ist dieselbe wie im vorhergehenden Schnitte. In diesem Gebiete ist eigentlich das Ektoderm indifferent, noch nicht in zwei Schichten — Sinnesschichte und Deckschichte — gesondert. — Ebenso verhält es sich im folgenden Schnitte 129, welcher durch den vorderen Pol der Augenblasen gelegt ist. An diesem Schnitte zeigt sich aber zu beiden Seiten jener ventromedianen, im Bereiche der Nahtstelle des Hirnrohres gelegenen Verdickung eine beträchtliche Erhöhung der Elemente der Sinnesschichte und auch die Stellung der Kernteilungsfiguren weist darauf hin, dass hier eine circumscripte Proliferation der Sinnesschichte des

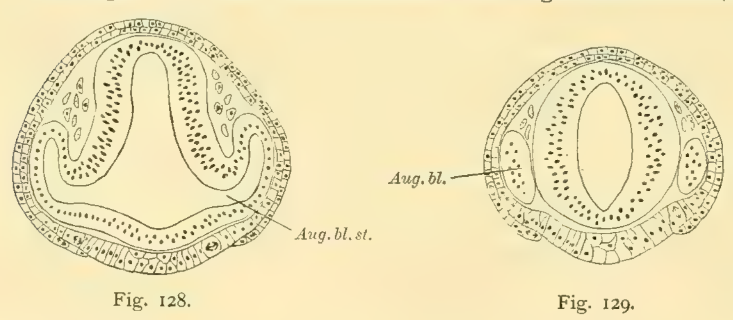


Fig. 128. Fig. 129.

Ektoderms einsetzt, die — in ähnlicher Weise wie an der Hörplatte — zur Bildung der Riechplatte führt. Diese Verdickung ist, wie der Sagittalschnitt 126 lehrt, nach vorn deutlich abgrenzbar, nicht jedoch gegen die ventromediane Verdickung des Ektoderms, die bereits seit dem Schlusse des Hirnrohres besteht und mit der Anlage der Riechplatte nichts zu thun hat. — Auch die im Bereiche der Riechplatte endigende und diese zum Theile überlagernde Deckschichte weist zahlreiche Kerntheilungsfiguren auf, deren Stellung — aus mehreren Schnitten combinirt — in die Querschnittsbilder eingetragen ist. Die Axen dieser Karyokinesen sind ausnahmslos parallel zur äusseren Oberfläche der Deckschichte bezw. zur Grenzebene zwischen Sinnes- und Deckschichte gerichtet, was auf eine stete Oberflächenvergrösserung dieser Schichte hinweist. Zuweilen findet man auch am medialen Rande der Deckschichte Karyokinesen, die so eingestellt sind, dass die sich abschnürenden Tochterzellen auf das freiliegende Gebiet der Sinnesschichte vorrücken, dieselbe überlagernd. Auch an der Sinnesschichte sind die Axen der Kerntheilungsfiguren meist parallel zur Grenzebene eingestellt, so dass es also nicht den Anschein hat, als würde von der Sinnesschichte Zellmaterial an die Deckschichte abgegeben werden. Die letztere gewinnt ventral vor Allem durch die Proliferation ihrer eigenen Zellen an Ausdehnung und wird, wie wir noch sehen werden, in der Folge den ganzen, zwischen der Mundbucht und dem vorderen Kopfende gelegenen, noch nicht in zwei Schichten differenzirten Ektodermbezirk überwachsen.

Auf die zuletzt beschriebenen Stadien haben einige Angaben GREGORY's (1906) Bezug, die ich zur Klärung der Sachlage in Kürze erörtern will. So bemerkt GREGORY über das Verhalten des Mesoderms im Stadium 29—30 (p. 650): „In der Höhe der ersten Schlundtasche erscheint das Mesoderm aus zwei Zelllagen zusammengesetzt — umschliesst eine deutliche Höhle, umgeben von cubischen Zellen — dieselbe nimmt caudal mehr und mehr ab, wird hinter der ersten Schlundtasche zu einem schmalen Spalt und erscheint wieder in ihrer früheren Form in der Höhe der vorderen Wand des Chordablastems. Hinter der zweiten Schlundtasche nimmt das axiale Mesoderm allmählich die Form eines schmalen Zellstreifens an, der zwischen Hirn, Chorda und Ohrbläschen hinzieht. Von hier ab geht dieser Zellstrang ununterbrochen in den 1. Urwirbel über." Diese Angaben kann ich durchaus bestätigen. Auch die maulbeerartige Gruppirung der Hohlräume im vorderen Mesodermabschnitte habe ich an zahlreichen, neu angefertigten Serien in ganz ähnlicher Weise wiederfinden können, wie sie GREGORY abgebildet hat. Bei der Berücksichtigung der thatsächlichen Befunde GREGORY's und nach dem Studium seiner „Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische" (1902) war mir nun seine Angabe (p. 651): „Vergleicht man die Textfigg. 2 und 7, so sieht man das mesodermale Zelllager, das sich oralwärts vom 1. Somiten an erstreckt, in gewissem Sinne segmentirt, und zwar in der von VAN WIJHE mitgetheilten Weise, aber entgegengesetzt den von FRORIEP bei *Torpedo* gemachten Beobachtungen, der im präotischen Abschnitte die Existenz von wirklichen[1]) Segmenten leugnete", nicht ganz verständlich. Weist doch der Vergleich dieser Abbildungen mit den der vorerwähnten Arbeit (1902) beigegebenen Textfigg. 8 und 9 (p. 184, 187) darauf hin, dass bei *Ceratodus* — mutatis mutandis — ganz ähnliche Verhältnisse bestehen, wie bei *Salmo alsaticus*, hinsichtlich welcher Form GREGORY ausdrücklich bemerkt, dass der vorderste deutlich abgrenzbare Somit hinter dem Hörbläschen liegt und dem 6. Somiten VAN WIJHE's und dem 2. distalen Somiten RABL's zu homologisiren sei. „Es zeigt sich", bemerkt GREGORY weiter, „in der Region, unmittelbar unter und hinter dem Ohrbläschen beginnend, ein continuirlicher Streifen von Mesoderm, der sich bis an die vordere Abgrenzung der Augenblasen hinzieht. Im ganzen Gebiete vor dem Ohrbläschen, in der sogenannten präotischen Region, erscheint dieses Kopfmesoderm als ein ungegliederter solider Zellstreifen — unmittelbar vor und hinter dem Hörbläschen nehmen die Zellen des Kopfmesoderms einen deutlich epithelialen Charakter an. In dieser

1) Im Originale nicht gesperrt.

epithelialen Bildung findet sich central ein sich nach vorn verjüngender Spalt, der sich lumenlos eine kurze Strecke weit in das präotische Mesoderm fortsetzt. Das postotische Mesoderm zeigt an seiner dorsalen wie ventralen Seite eine Gliederung. Es wird dieser Theil durch einsenkende Furchen in zwei Querwülste zerlegt, die in einen vorderen kürzeren (k_1) und einen hinteren längeren (k_2) zerfallen. Es erscheint mir nach den Angaben RABL's nicht zweifelhaft, dass in dem mit k_1 bezeichneten Gebilde, das vom oralen Kopfmesoderm nicht mehr abgegliedert erscheint, der von diesem Autor als erster distaler Somit bezeichnete Abschnitt vorliegt. Es ist nach VAN WIJHE's Angabe der 5. Kopfsomit. — Daraus ergiebt sich für die Knochenfische die Schlussfolgerung, dass der mit k_2 bezeichnete Abschnitt des Kopfmesoderms einem allerdings rudimentären Somiten homolog ist (p. 185, 186). Bei *Ceratodus* liegen nun doch im Wesentlichen ganz ähnliche Verhältnisse vor! Auch bei dieser Form ist das vorderste myotomliefernde Dorsalsegment gegen das unsegmentirte Mesoderm nur unvollkommen abgegrenzt und entspricht dem ersten distalen Somiten RABL's bezw. dem 5. Segment VAN WIJHE's. Der vor ihm gelegene Mesodermabschnitt ist „continuirlich und ungegliedert", „wirkliche Segmente" bestehen in diesem Abschnitte nicht. Jener centrale Spalt im unsegmentirten Mesoderm erscheint bei *Ceratodus* — der obwaltenden Tendenz zur Höhlenbildung entsprechend — etwas ausgeweitet und besitzt auch nach vorn hin eine grössere Ausdehnung. — Ich finde also, dass gerade die Verhältnisse bei *Ceratodus* die Auffassung RABL's — und in gewissem Sinne auch die FRORIEP's bestätigen und wir uns von der Existenz von wirklichen Segmenten im otischen und präotischen Bezirke des Kopfmesoderms bei *Ceratodus* nicht überzeugen können.

Was RABL (1891) zunächst für Selachier angegeben hat, gilt auch für *Ceratodus*: „Am Mesoderm jeder Körperhälfte kann ein vorderer unsegmentirter, ein mittlerer segmentirter, dessen dorsaler Theil sich in die Ursegmente gliedert, und ein hinterer, ebenfalls unsegmentirter Abschnitt unterschieden werden. Sowohl Urwirbel wie Seitenplatten des mittleren Mesodermabschnittes setzen sich in das proximale (vordere) und distale (hintere) unsegmentirte Mesoderm fort. Deshalb besitzt der 1. Urwirbel vorn keine scharfe Grenze, er ist nach vorn offen und setzt sich ebenso wie die Seitenplatten continuirlich in das unsegmentirte Mesoderm des Vorderkopfes fort" (p. 118, 119). Auch die Communication der ersten Urwirbelhöhle mit dem im unsegmentirten Mesoderm aufgetretenen Lücken- und Hohlraumsystem verhält sich bei *Ceratodus* in ganz ähnlicher Weise wie bei Selachiern. Ebenso erfolgt auch die weitere Differenzirung und theilweise Gliederung des unsegmentirten Kopfmesoderms — die Bildung der einzelnen sogenannten Kopfhöhlen — bei *Ceratodus* in ganz ähnlicher Weise wie bei Selachiern (vergl. meine Taf. XLV/XLVI, Fig. 1, 5 mit den Tafelabbildungen, die RABL seinem Wiener Referate [1892] beigegeben hat). Auch bei *Pristiurus* liegt die erste segmentale Spalte eine gute Strecke weit hinter dem Hörbläschen, so dass nicht nur der präotische, sondern der ganze in der unmittelbaren Umgebung des Hörbläschens gelegene Abschnitt des Kopfmesoderms unsegmentirt ist. Dagegen tritt der correlative Zusammenhang zwischen der schon sehr frühzeitig eintretenden Gliederung der dorsalen Mesodermkante und der Anlage der Hirnnerven, die Branchiomerie des Mesoderms bei Selachiern Anfangs nicht in so unmittelbarer Weise in Erscheinung, wie bei *Ceratodus*. Im Wesentlichen stimmen indess die Befunde vollkommen überein. — Ich kann also auch für *Ceratodus* die Angabe RABL's nicht bestätigen, dass die Abschnitte, in welche der vor dem ersten Myotom gelegene Theil des Kopfmesoderms unvollkommen gesondert erscheint, kaum eine entfernte Aehnlichkeit mit Dorsalsegmenten aufweisen und weder nach der Art ihrer Entstehung und weiteren Ausbildung, noch nach ihren Beziehungen zu den Nerven mit solchen übereinstimmen. Da, wie oben gezeigt wurde, nicht nur die erste Ausbildung, sondern auch die Segmentirung des Mesoderms in einer, der Cervicalregion entsprechenden Stelle des Keimes einsetzt, so müssen wir bei der Suche nach vorderen Somiten zunächst das vor dem ersten Myotome gelegene Gebiet in Betracht ziehen. Aber gerade in diesem Gebiete vermissen wir jegliche Spur einer Segmentirung, gerade hier wird das Mesoderm von einem einheitlichen Längscanal

durchzogen, der auch zeitlich ganz unabhängig von den Segmenthöhlen auftritt — bei Selachiern z. B. ist die zuerst auftretende (Prä-)Mandibularhöhle schon sehr geräumig, während in den vordersten Somiten noch gar kein Lumen nachweisbar ist. — Die Mesodermabschnitte des Vorderkopfes entsprechen also weder in ihrer Anordnung, noch in ihrer weiteren Differenzirung den Dorsalsegmenten. Wenn letzteres der Fall wäre, dann müssten sie doch durch segmentale Spalten vollständig von einander gesondert sein und wenigstens in ihrer medialen Wand ein epitheliales Gefüge ausweisen. — Es ist also auch an dem sich entwickelnden *Ceratodus*-Kopfe ein vorderer grösserer unsegmentirter, von einem kleineren segmentirten Abschnitte zu unterscheiden; die Grenze zwischen den beiden Abschnitten ist durch das vordere Ende des ersten Myotoms gegeben.

Mit der Auffassung FRORIEP's (1902) stimme ich also insofern überein, als ich auch bei *Ceratodus* einen hinteren segmentirten — spinalen — von einem vorderen unsegmentirten — präspinalen Abschnitte unterscheiden kann. Differenzen bestehen nur hinsichtlich der Abgrenzung dieser beiden Abschnitte. FRORIEP lässt nämlich entgegen den Angaben RABL's die Urwirbelreihe ursprünglich bis an das vordere Ende des persistirenden Theiles der Chorda dorsalis, nämlich bis an das rostrodorsale Ende der ersten Schlundtaschen, i. e. bis an die Convexität des sogenannten Darmscheitels heranreichen, so dass also diese Stelle der primitiven Grenzlinie zwischen dem präspinalen und spinalen Abschnitte entsprechen sollte, welch' letzterem also die ganze, histologisch als solche charakterisirte Chorda dorsalis angehörte. Der präspinale Abschnitt sollte dann secundär durch die Auflösung der vorderen Urwirbel in Mesenchym, also auf Kosten des spinalen Abschnittes eine Vergrösserung in caudaler Richtung erfahren und zwar in der Weise, dass der präspinale, vor den ersten Schlundtaschen gelegene Abschnitt des Kopfmesoderms „die Matrix für sämmtliche Visceralbögen dem sich in Mesenchym auflösenden und zurückweichenden Urwirbelmateriale auf dem Fusse nachfolgt und so in Gebiete einrückt, die früher von Urwirbeln eingenommen waren" (p. 44). — Bei *Ceratodus* reicht die Reihe der Dorsalsegmente, so wie es RABL für *Pristiurus* angegeben hat, und wie ich es für *Scyllium st.* bestätigen kann, nicht einmal bis an das Hörbläschen, geschweige denn bis an das dorsale Ende der ersten Schlundtasche heran, so dass also etwa die Hälfte des unsegmentirten Mesodorms parachordal gelegen ist. Dieser Mesodermabschnitt ist nicht secundär in dieses Gebiet eingerückt, sondern autochthonen Ursprunges. Von einer Rückbildung vorderer Segmente, sowie einer nachfolgenden Bewegung des unsegmentirten Zellmateriales in caudaler Richtung konnte ich bei den untersuchten Formen nichts bemerken.

Am Vorderkopfe von Amphibienembryonen, und zwar urodeler wie anurer Formen, bei denen es nicht zur Bildung von Kopfhöhlen kommt, kann von einer Segmentirung des vor dem ersten Myotome gelegenen Mesodermabschnittes wohl überhaupt keine Rede sein. Dass die „inneren Segmente" GOETTE's zum Theil nur mit einander zusammenhängende Ballen eines einheitlichen Mesoderms sind, wurde bereits oben hervorgehoben. — Auch SEWERTZOFF (1892) betont, daß bei *Pelobates* in dem vor der Hörblase gelegenen Mesodermabschnitte eine Segmentierung nicht zu bemerken sei. Zwischen der Hörblase und der Vagusanlage waren im Mesoderm drei Hohlräume zu bemerken, deren Wandung von Zellen gebildet wird, die etwas unregelmässiger angeordnet sind, wie in den Leibessegmenten" und später wieder verschwinden, so dass in der Kopfregion ein unsegmentirtes Mesoderm zurückbleibt" (p. 103). — Es ist sehr beachtenswerth, dass auch AGAR (1907) bei Lepidosiren in dem vor dem ersten Myotome gelegenen Mesodermabschnitte eine Segmentirung vermisst, und die vordere Grenze des 1. Urwirbels (Myotomes) eine kurze Strecke — meist etwas mehr als eine Urwirbellänge — gelegen findet.

Aus dem Dargestellten ergiebt sich, dass die nur ganz unvollkommen von einander gesonderten und unregelmässig gestalteten Zellcomplexe und Hohlräume, welche der vor dem ersten Myotome gelegene Abschnitt des Kopfmesoderms bei *Ceratodus* und anderen Anamniern aufweist, keine metamere Anordnung besitzen und daher nicht im Sinne VAN WIJHE's als Somiten aufgefasst werden dürfen. Es handelt sich hierbei um eine ganz

secundäre Erscheinung, die bei der Beurtheilung der Frage, ob bei den Vorfahren dieser Anamnierformen in der otischen und präotischen Region eine segmentale Anordnung bestanden habe und in wieweit der Vertebratenkopf beim Vergleiche mit dem Verhalten des *Amphioxus* als eine mit der Ausgestaltung der Sinnesorgane und des centralen Nervensystems erworbene und weiter ausgestaltete Bildung aufzufassen sei, ohne Belang ist.

Die Art und Weise, wie jene schnabelförmige, bis nahe an die Stelle des Neuroporus anterior heranreichende, zwischen dem Ektoderm und der Hirnwand eingekeilte, solide Ausladung der Urdarmwand, bezw. der vorderen Wandung der entodermalen Mundbucht durch die Einkrümmuug des Hirnrohres zurückgedrängt und zum Verschwinden gebracht wird, erscheint mit Rücksicht auf die von Miss PLATT (1892) bei *Acanthias* erhobenen Befunde beachtenswert. Ihrer Publication entnehmen wir, dass bei *Acanthias*-Embryonen, die sich gerade vom Blastoderm zu erheben beginnen, der Darmcanal — bezw. die innere Mundbucht — bis an das vordere Ende der Neuralplatte heranreicht. In diesem Stadium setzt sich das noch aus wenigen Somiten bestehende segmentirte Mesoderm nach vorn in den noch ganz indifferenten unsegmentirten Abschnitt des Mesoblasts fort, der noch mit der dorsalen Urdarmwand zusammenhängt. — Zur Zeit des Auftretens der Mandibularhöhle, die als erste von allen Kopfhöhlen entsteht, hängt deren mediale Wand noch mit der verdickten dorsomedialen Wand des Darmes zusammen, in welche sich auch die Chorda dorsalis einsenkt. Der vordere Abschnitt der Darmanlage bildet ein blind endigendes Rohr, dessen dorsale, verdickte Wand also einerseits mit den Mesodermflügeln, andererseits mit der Chorda dorsalis im Zusammenhange steht. Dieses Verhalten würde demnach etwa einem Zustande entsprechen, der bei *Ceratodus*-Embryonen aus dem Stadium 26 besteht — wenn wir davon absehen, dass bei dieser Form die Chorda dorsalis nicht so weit nach vorn reicht, wie bei Selachiern. — Infolge einer unmittelbar hinter der (vorderen) Commissur der Neuralwülste auftretenden queren Einsenkung, der Neuralplatte sollen nun die Zellen der vordersten Darmabschnitte durch einander geschoben und das Darmlumen zur Obliteration gebracht werden, während sich die dorsale Verdickung nach beiden Seiten hin ausdehnt, gewissermaassen ausweicht. „Corresponding to the depression in the floor of the neural plate, the cells of the alimentary canal below, are closely crowded upon one another, while the lumen they enclose gradually disappears, mean while those cells which here formed the thickened middorsal wall of the canal have extended laterally, and a small median groove opening into the canal is found between them" (p. 252). Diese Spalte, bezw. Grube ist übrigens in der Abbildung ganz undeutlich und wohl nur schematisch eingezeichnet. Nach vollzogener Vereinigung der Neuralwülste soll nun dieser vorderste, bis an den Neuroporus anterior reichende Abschnitt des Darmcanals durch die Einsenkung und unmittelbare Anlagerung des Infundibularabschnittes der Hirnwand an das Ektoderm vom definitiven Darmcanal getrennt werden. Von dem vor und hinter dem Infundibulum gelegenen Zellcomplexe schieben sich nun nach beiden Seiten hin Zellen vor, von denen die hinter demselben gelegenen die Wandung der Prämandibularhöhlen, die vor ihm befindlichen die Wand eines vordersten Kopfhöhlenpaares bilden, der sogenannten „anterior head cavities". — HOFFMANN (1896) ergänzt die Befunde der Miss PLATT und kommt zu folgendem Ergebnis: „In ganz jungen Entwickelungsstadien streckt sich der embryonale Urdarm als ein breiter solider Zellstrang unterhalb des Theiles des Gehirnes, welcher dem späteren Zwischenhirn entspricht bis zum Neuroporus aus, mit dessen ventraler resp. vorderer Wand er continuirlich zusammenhängt. Schon sehr frühzeitig gliedert sich dieser solide Zellstrang, indem er sich von dem Neuroporus zurückzieht, in drei Partien, eine mittlere und eine bilaterale, die sich caudalwärts hinter dem Zwischenhirn unmittelbar in die Urdarmwand resp. in das aus der Urdarmwand sich anlegende vorderste palingenetische Somitenpaar und die Querbrücke, welche das Paar verbindet, fortsetzen und vor dem Zwischenhirn mit einander in directem Zusammenhange bleiben." — „Die axiale Partie bildet sich, für so weit sie unter dem Zwischenhirne liegt, vollständig zurück. Dadurch kommt dieser Hirntheil, der in ganz jungen Entwickelungsstadien durch eine unmittelbare Fortsetzung des embryonalen Urdarmes von der Epidermis getrennt war, jetzt unmittelbar auf die

Epidermis zu liegen. Die paarigen Partien schnüren sich in den späteren Perioden der Entwickelung caudalwärts jederseits vollständig von dem ersten palingenetischen Somiten ab, in ihrem hinteren Abschnitte erhalten sie eine geräumige Höhle, welcher jener der drei vordersten palingenetischen Somiten durchaus ähnlich ist. Aus ihren Wänden enstehen keine Muskelfasern, sondern einfach das Mesenchymgewebe, resp. das embryonale Bindegewebe des Vorderkopfes. Cranialwärts setzen sich die in Rede stehenden Partien, indem sie sich schon frühzeitig in Mesenchymgewebe auflösen, bis zum Vorderende des Kopfes fort, wo sie mit der vor dem Zwischenhirn gelegenen axialen Partie, welche sich ebenfalls in Mesenchymgewebe aufgelöst hat, confluiren" (p. 256). — An Scyllium-Embryonen konnte ich feststellen, dass sich der fragliche Process im Wesentlichen in derselben Weise vollzieht, wie bei *Acanthias*, nur mit dem einen Unterschiede, dass bei dieser Form in den vordersten Abschnitten der Mesodermflügel keine Höhlenbildung auftritt. Auch bei *Scyllium* reicht zur Zeit der Erhebung des Keimes über den Dotter der Urdarm bis an das vordere Ende der Neuralplatte heran. Eine ziemlich breite mediane Zone seiner dorsalen Wand ist verdickt und gibt einerseits den paarigen Mesodermflügeln, andererseits der Chorda dorsalis den Ursprung (axiale Mesodermkeime, Chordablastem), welch' letztere bis in das Gebiet des vorderen Endes der Mandibularhöhlen abgeschnürt wird. Die axialen Mesodermkeime reichen dagegen bis an das vorderste Ende der Urdarmwand bezw. der inneren Mundbucht, woselbst sie unter denselben Erscheinungen wie bei *Ceratodus* in einander übergehen. Noch bei Embryonen mit 8 Ursegmenten, deren Medullarwülste sich im Rumpfgebiete bereits an einander gelegt haben, steht der zu beiden Seiten des vorderen Chordaendes gelegene Mesodermabschnitt, welcher die Wandung der zuerst von allen Kopfhöhlen auftretenden (Prä-)Mandibularhöhlen liefert, noch in unmittelbarem Zusammenhange mit dem vordersten Abschnitte der Mesodermflügel und bildet mit diesem eine vollkommen einheitliche Anlage. Ich finde also die Angabe der Miss Platt, dass die Mesodermplatten mit den Mandibularhöhlen ihr vorderes Ende erreichen, nicht bestätigt. Die Wandung der Mandibularhöhlen geht gerade so wie die vordersten Abschnitte der Mesodermflügel aus der dorsalen Urdarmwand bezw. den in dieser enthaltenen axialen Mesodermkeimen hervor. Ein Unterschied besteht nur darin, dass die dorsale Urdarmwand in diesem vordersten Abschnitte ausschliesslich Mesoderm liefert, im Gebiete der Mandibularhöhlen aber auch noch die median gelegene Chorda dorsalis. — Es verlängert sich also das in die dorsale Urdarmwand eingeschaltete dorsomediane Chordablastem nicht bis ans vordere Ende der letzteren und erscheint in diesem Gebiete gewissermaassen in seiner Entfaltung unterdrückt. Dagegen reichen die beiden axialen Mesodermursprungszonen ebenso wie bei *Ceratodus* bis ans vordere Ende der Urdarmwand, woselbst sie infolge des Mangels eines dorsomedianen Chordablastems mit einander vereinigt auftreten. Diese vordersten Abschnitte der dorsalen Urdarmwand produciren die betreffenden Abschnitte des axialen Mesoderms zu einer Zeit, in welcher sich der Keim sehr rasch durch intususceptionelles Wachsthum nach vorn verlängert. An dieser Längenentwickelung betheiligen sich die beiden primären Componenten der Kopfanlage — die Neuralplatte und die Urdarmwand mit den in sie eingeschalteten axialen Mesodermkeimen — in ungleichem Maasse. Die Neuralplatte hat ebenso wie *Ceratodus* gewissermaassen die Vorherrschaft erlangt. Ihr intussusceptionelles Flächenwachsthum geht sehr rasch vor sich, während die Urdarmwand im Wachsthum zurückbleibt. Auf diese Weise entfernt sich das vordere Ende der Neuralplatte, der Bezirk des Neuroporus anterior immer mehr vom vorderen Ende der Urdarmwand, die sich nach vorn zu allmählich verdünnt. Dieser zwischen der Neuralplatte und dem Ektoderm ausgebreitete solide Fortsatz der Urdarmwand der inneren Mundbucht besteht bei *Scyllium* aus dicht an einander gefügten, spindeligen Elementen, zeigt also kein epitheliales Gefüge. Es ist auch kein centrales Lumen vorhanden, welches etwa mit der Darmhöhle communiciren würde. Wohl aber finden sich — besonders an lädirten Objecten — da und dort kleinere, unregelmässig begrenzte, rissige Spalten, die als Artefacte zu betrachten sind. Dieser Zellcomplex wird nun bei der Einkrümmung des Hirnrohres durch die sich dem Ektoderm anlagernde Infundibularwand von der Wand der inneren Mundbucht isolirt. Noch vor der Ablösung

lockert er sich bereits auf und nimmt die Beschaffenheit indifferenten Bindegewebes an. Er breitet sich dann nach beiden Seiten hin aus und liefert so die paarigen Mesodermabschnitte, in denen bei *Acanthias* die vordersten Kopfhöhlen auftreten. Es wird also bei *Scyllium* — und ebenso scheint es sich nach HOFFMANN's Schilderung der thatsächlichen Befunde bei *Acanthias* zu verhalten — nicht das vordere Ende des „Darmcanals" durch die Einkrümmung des Hirnrohres und die Anlagerung der Infundibularwand an das Ektoderm vom übrigen Darm abgeschnürt, und die Höhlen, welche bei *Acanthias* in den seitlichen Abschnitten dieses axialen Mesodermbezirkes auftreten, sind nicht Derivate der Urdarmhöhle, sondern secundär im Mesoderm entstandene Spalträume. Dies sind also die thatsächlichen Befunde.

Bei *Ceratodus* und den Amphibien besteht hinsichtlich des Verhaltens des vorderen Abschnittes des Kopfmesoderms insofern eine gewisse Uebereinstimmung mit dem Verhalten bei jungen Selachierembryonen, als die Bildung der axialen Mesodermflügel bis an das vordere Ende des Kopfdarmes erfolgt. An dieser Stelle gehen die dorsomedianen vereinigten Mesodermflügel, immer schmäler werdend, in jene schnabelförmige, zwischen dem Ektoderm und der Hirnwand sich einkeilende, solide Ausladung der Urdarmwand über, die im Vergleiche mit den Befunden bei Selachiern erheblich verkürzt erscheint. Zu einer weiteren Entwickelung oder gar zu einer passiven Isolirung dieses vordersten Abschnittes der Urdarmwand kommt es jedoch bei *Ceratodus* nicht. Es wird vielmehr durch die Einkrümmung des vorderen Hirnendes das ganze orale Darmende zurückgeschoben und jene schnabelförmige Ausladung zum Verschwinden gebracht. Immerhin verdient schon jetzt hervorgehoben zu werden, dass jene vordersten Ausläufer der paarigen Mesodermflügel vor denjenigen Abschnitten derselben gelegen sind, welche die Wandung der Prämandibularhöhlen (GREGORY) liefern.

Die geschilderten Befunde am vorderen Kopfende weisen darauf hin, dass der orale vorderste Abschnitt der Urdarmwand im Laufe der Ontogenese einer gewissen Rückbildung verfällt. Je weiter wir die dorsale Urdarmwand von der perennichordalen Region aus nach vorn verfolgen, desto mehr weichen die an ihr sich abspielenden Entwickelungsvorgänge im regressiven Sinne von dem typischen Geschehen im segmentirten Gebiete ab. Zunächst tritt das Chordablastem zurück, die Ausbildung der Chorda erscheint unterdrückt, die der paarigen Ursprungszonen der axialen Mesodermflügel verschmelzen mit einander. Die Mesodermflügel nehmen nach vorne zu an Breite ab, sie sind unsegmentirt und werden in ihren Leistungen immer bescheidener. Die dorsale Urdarmwand mit den in sie eingeschalteten axialen Mesodermkeimen überragt das Darmlumen auf eine ansehnliche Strecke und wird entweder von dem sich einkrümmenden Hirnrohre zurückgeschoben, oder theilweise isolirt und nimmt dann (bei Selachiern) die Beschaffenheit des Mesoderms an. Alle diese Erscheinungen vollziehen sich unter dem dominirenden Einfluss der Anlage des Neuralrohres, welches im Vorderkopfe die Vorherrschaft behauptet, und die Urdarmwand in ihrer Entfaltung hindert und sie gewissermaassen unterdrückt. Dies zeigt in anschaulicher Weise ein Vergleich der Fig. 4—10 der Taf. LVI/LX. Im Stadium 26 befindet sich das dorsale Ende der ersten Schlundtasche in ansehnlicher Entfernung vom Grunde der entodermalen Mundbucht, eine breite Querzone der Darmwand schiebt sich zwischen sie ein. In dem Maasse nun, als sich das Neuralrohr verlängert und einkrümmt, wird dieser Darmabschnitt immer mehr eingeschränkt. Die Chorda dorsalis kommt in dieser Zone der Urdarmwand überhaupt nicht mehr zur Entwickelung, sie ist überflüssig geworden. — Wir dürfen wohl annehmen, dass die Ontogenese in diesen Entwickelungsstadien in abgekürzter und veränderter Form Vorgänge wiederholt, die auch in der Phylogenese die Gestaltung des Wirbelthierkopfes in erheblicher Weise beeinflussten. Die ontogenetischen Befunde machen es wahrscheinlich, dass es in der Phylogenese Formen gegeben habe, deren Urdarmwand mit ihren Componenten (dem Chordablastem und den axialen Mesodermkeimen) in ihrer Längenentwickelung mit dem primitiven gestreckten Hirnrohre gleichen Schritt gehalten hat. — Bei solchen Formen dürfte die Mundöffnung in der Nachbarschaft des Neuroporus eines wie beim *Amphioxus* gestreckten Neuralrohres durchgebrochen sein. Der Kiemendarm

dürfte also nach vorn hin eine grössere Längenausdehnung besessen haben. Für eine solche Annahme werde ich in einem folgenden Abschnitte durch den Nachweis rudimentärer, vor der hyomandibularen Schlundtasche gelegener Schlundtaschenanlagen, sowie bei der Erörterung der morphologischen Bedeutung der Ciliarplakode weitere Belege erbringen. — Bei der zunehmenden Entfaltung des Gehirnes und der vorderen Sinnesorgane musste nun wohl eine Reduction der vorderen Abschnitte der dorsalen Urdarmwand bezw. des Kiemendarmes eintreten. Die Mundbucht wurde durch das sich immer mehr vergrössernde und einkrümmende Hirnrohr allmählich zurückgedrängt, die im vordersten Darmabschnitte ausgebildeten Abschnitte des Kiemenapparates verfielen der Reduction, um anderen Gebilden Platz zu machen. — Von der zurückgedrängten Urdarmwand erhalten sich anscheinend am längsten die in ihr enthaltenen Mesodermkeime, welche bei den Selachiern wenigstens bis zu einem gewissen Grade ihre Potenz beibehalten haben. Dieser Abschnitt der dorsalen Urdarmwand bezw. der axialen Mesodermkeime erscheint nun, da die entodermale Mundbucht (also die angrenzenden ventralen Wandabschnitte) zurückgeschoben ist und in einiger Entfernung vom vorderen Kopfende durchbricht als ein präorales Gebilde. Insofern können wir jenen schnabelförmigen rudimentären Fortsatz der dorsalen Urdarmwand der *Ceratodus*- und Amphibienembryonen als einen präoralen Abschnitt derselben bezeichnen. Der homologe, durch eine partielle Anlagerung des Hirnrohres an das Ektoderm isolirte Zellcomplex bei Selachierembryonen stellt gewissermaassen einen präoralen axialen Mesodermkeim der Urdarmwand dar, deren übrige Componenten in diesem Abschnitte der Rückbildung verfielen. Von ihm aus breiten sich nach den beiden Seiten die präoralen Abschnitte der axialen Mesodermflügel aus, in denen bei *Acanthias* die „anterior head cavities", die vor den sogenannten Prämandibularhöhlen gelegenen „präoralen Mesoderm- oder Kopfhöhlen" entstehen.

Im **Stadium 32** hat die Abschnürung des Vorderkopfes bereits in die Region der Hörblase vorgegriffen (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 32*s*). Das vordere Kopfende erscheint offenbar in Folge der Raumbeengung durch die Eihüllen dem Dotter angelagert und, wie bereits SEMON angegeben hat, meist etwas nach der Seite geneigt. Man ist daher gezwungen, an in situ conservirten Embryonen den Medianschnitt aus der Serie zu reconstruiren. An einem solchen Schnitte (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 11) zeigt sich der Fortschritt der Einkrümmung des Hirnrohres sowie des Vordringens der entodermalen Grenzfalte, deren Blätter immer mehr auseinander weichen, sehr deutlich. Die Veränderungen am Hirnrohre kommen auch am Profile des Vorderkopfes zum Ausdruck, welcher eine der (Mittel-)Hirnkrümmung entsprechende Ausladung aufweist und seine ehedem gleichmässige dorsale Rundung verliert (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 30*s*, 32*s*). Diese Verhältnisse lassen auch die beiden Ansichten des auf Taf. XLV/XLVI, Fig. 11 und 12 abgebildeten Modelles erkennen, an denen vor allem das die Abschnürung des Vorderkopfes einleitende Vordringen der entodermalen Grenzfalte in Erscheinung tritt. Deren ventromedianer Abschnitt ist nun unterhalb der dritten Schlundtasche gelegen — soweit besitzt also der Kiemendarm eine ventrale Wandung. — Im Faltenraum zwischen den beiden Blättern der entodermalen Grenzfalte haben sich die von beiden Seiten her medialwärts vordringenden Pericardialsäcke, die vordersten Abschnitte der Seitenplatten des axialen Mesoderms mit einander vereinigt. Es weist daher das Modell der Taf. XLV/XLVI, Fig. 12, sowie die Fig. 11 der Taf. LIX/LX in der Concavität der Grenzfalte einen medianen Mesodermdurchschnitt auf, während im vorhergehenden Stadium in derselben Ansicht (Taf. LIX/LX, Fig. 10) erst der ventromediale freie Rand des rechten Pericardialsäckchens durch den Spalt der Grenzfalte zu sehen war. Im Uebrigen haben sich — wenn wir vom Verhalten der freien Mesodermzellen absehen — am Mesodermmantel keine wesentlichen Veränderungen vollzogen. Der ventrale, dem Ektoderm unmittelbar anliegende Theil der Dotterzellenmasse, bezw. der vorderen Wand des ventralen Darmlumens wird durch die zunehmende Ausbreitung der Mesodermflügel immer mehr eingeengt. Dies zeigt ein Vergleich der beiden Abbildungen 9 und 10 der Taf. LVII/LVIII, welche zwei modellirte Embryonen aus dem Stadium 32 und 30 von der Ventralseite her betrachtet darstellen. Im

Stadium 31 weist der freie Rand der Mesodermflügel noch eine ziemlich erhebliche Ausdehnung auf und erscheint nahezu herzförmig begrenzt. Im Stadium 32 liegt ein viel kleinerer Abschnitt der Dotterzellenmasse frei, die Mesodermflügel schieben sich von allen Seiten her concentrisch gegen die Mitte vor, wobei auch der ventromedian gelegene Abschnitt des peristomalen Mesoderms an Längenausdehnung zunimmt. Der peristomal entstandene Randstreif der Mesodermflügel verdickt sich durch die stete Proliferation seiner zelligen Elemente immer mehr und erscheint in eine rinnenförmige Einsenkung der Dotterzellenmasse eingebettet (*). Im Stadium 31 hat sich das peristomale Mesoderm von den seitlichen Abschnitten des Urmundes abgelöst, im Stadium 32 auch von dessen ventralem Rande. Es vollzieht sich hier ein ähnlicher Vorgang, wie bei der Ausschaltung der axialen Mesodermflügel aus der dorsalen Urdarmwand. Der Urmundrand ist auf diese Weise zum Afterrand geworden. Der axiale Keimbezirk der dorsalen Urmundlippe wurde schon im vorhergehenden Stadium durch die Ablösung der ektodermalen Körperdecke bezw. durch die Ausbildung der Prostomanaht von der directen Begrenzung des Urmundes, bezw. des Afters ausgeschaltet. Er zieht sich nun immer mehr und mehr zurück. Zwischen ihm und dem After entsteht eine ektodermale Falte, deren inneres Blatt die hintere Wand der Cloake bildet, und durch Vermittelung der neuroenterischen Verbindung in die dorsale terminale Appositionszone übergeht (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 9—11). Wir können nun bereits von einer Cloake sprechen, weil sich der mesodermale primäre Harnleiter (Felix) (der Vornierengang) zu beiden Seiten in diese Uebergangsstelle eingesenkt hat. Er ist noch solid, seine Wandung zeigt noch keine epitheliale Anordnung. Die in der Abbildung braun punktirt dargestellte axiale Mesodermursprungszone der terminalen dorsalen Appositionszone verschmälert sich gegen diese Uebergangsstelle hin und endigt knapp neben der Einmündungsstelle des primären Harnleiters. Die Mesodermkeime der terminalen Appositionszone weisen nun nach Abschnürung der seitlichen Abschnitte ein ganz ähnliches Verhalten auf, wie in den jüngeren Stadien, bei denen die seitlichen Abschnitte des peristomalen Mesodermkeimes noch nicht in Thätigkeit waren. Die gegen die Cloake gewendeten Ausläufer der scheinbar einheitlichen terminalen Mesodermursprungszonen apponiren im Laufe der weiteren Entwickelung die Randstreifen der noch anzulegenden Abschnitte der Mesodermflügel. In diesen Ausläufern bleibt noch ein dorsolateraler Rest des peristomalen Mesodermkeimes beiderseits erhalten.

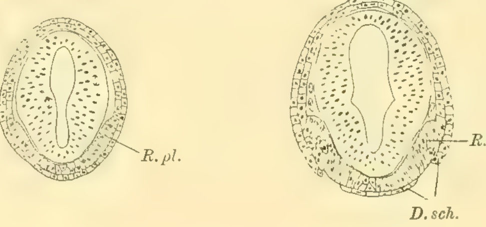


Fig. 130. Fig. 131.

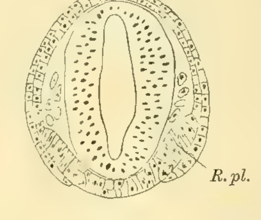


Fig. 132.

Betrachten wir die Ventralseite des Kopfes (vergl. Semon, Taf. 4, Fig. 32), so fallen uns zwischen den Augenblasen und dem vorderen Kopfende zu beiden Seiten leichte Vorwölbungen auf (1901), von denen medial und caudalwärts gegen die Stelle der Mundbucht hin seichte Rinnen verlaufen, die Semon als Nasenrinnen (*nr.*) bezeichnet hat. Auf Querschnitten (vergl. Textfigg. 130—132) zeigt sich, dass diese Vorwölbungen durch die Riechplakoden bedingt werden, die als Verdickungen der Sinnesschichte des Ektoderms entstanden sind und sowohl gegen das Hirnrohr hin (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 1 *R. pl.*), wie gegen die äussere Oberfläche etwas vortreten. Zwischen diesen beiden bilateralsymmetrisch angeordneten Verdickungen der Sinnesschichte besteht schon von früheren Stadien her eine ventromediane Verdickung des Ektoderms, die noch vom Schlusse des Neuralrohres herrührt. Diese Verdickung des noch indifferenten Ektoderms ist im Verstreichen begriffen, während die benachbarten Riechplakoden eine rege Proliferation zeigen. Es scheint, dass diese ventromedian

gelegene Stelle von der vorderen bezw. dorsalen Seite her durch die Deckschichte des angrenzenden Ektodermbezirkes überwachsen wird. Diese Schichte schiebt sich an dieser Stelle zungenförmig gegen die Region der späteren Mundbucht vor und es sprechen keine Anzeichen dafür, dass sie autochthon durch lokale Differenzirung des Ektoderms an Ausdehnung gewinnen würde. Der ventromediane, zungenförmige Vorsprung der Deckschichte begrenzt nun mit den freien Rändern des von beiden Seiten über die Riechplatten sich vorschiebenden Bezirkes der Deckschichte (Schnitt 131) eine schmale frei zu Tage liegende Zone der Riechplatte, die den Grund jener rinnenförmigen Vertiefung an der Ventralseite des Kopfes bildet. Jener ventromediane Ausläufer der Deckschichte reicht noch nicht bis an die Ebene des Schnittes 132, in welcher daher die beiden Rinnen in einander übergehen, wodurch deren „V"-förmige Anordnung zu Stande kommt. Weiter caudal (Schnitt 133) rücken die freien ventralen Ränder der Deckschichte immer näher, so dass der zwischen ihnen gelegene einschichtige, aus cubischen Zellen bestehende Bezirk des Ektoderms immer schmäler wird. Knapp vor der Stelle, wo sich die entodermale Mundbucht, das orale Darmende an das Ektoderm anlegt, gehen die Ränder der Deckschichte in einander über (Schnitt 134). Die innere (Sinnes-)Schichte weist daselbst eine sehr beträchtliche Vergrösserung, insbesondere Verlängerung ihrer zelligen Elemente auf. So entsteht eine annähernd quer gestellte, das vordere Ende des Entoderms umsäumte Leiste (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 1 und 3) die Anlage der Hypophyse (*Hyp.*).

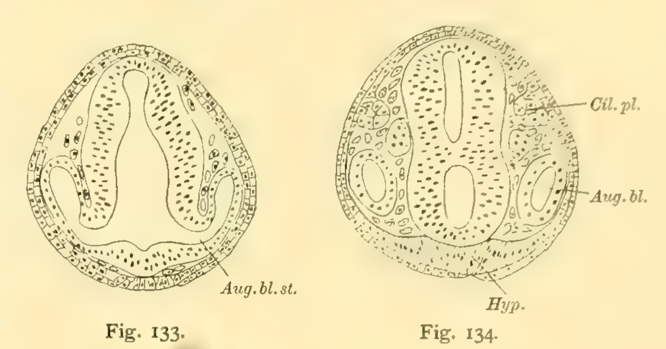


Fig. 133. Fig. 134.

Der Schnitt 135 [1]) trifft den, dem Hirnrohre anliegenden Abschnitt des oralen Darmendes, mit welchem die vordersten Abschnitte der Mesodermflügel im Zusammenhange stehen. Es liegt hier also noch ein Rest der Urdarmwand vor. Zu beiden Seiten schieben sich an der Darmwand die hohen, prismatischen Zellen der Hypophysenanlage (*Hyp.*) empor, welche das vordere Darmende sichelförmig umgiebt. Unmittelbar

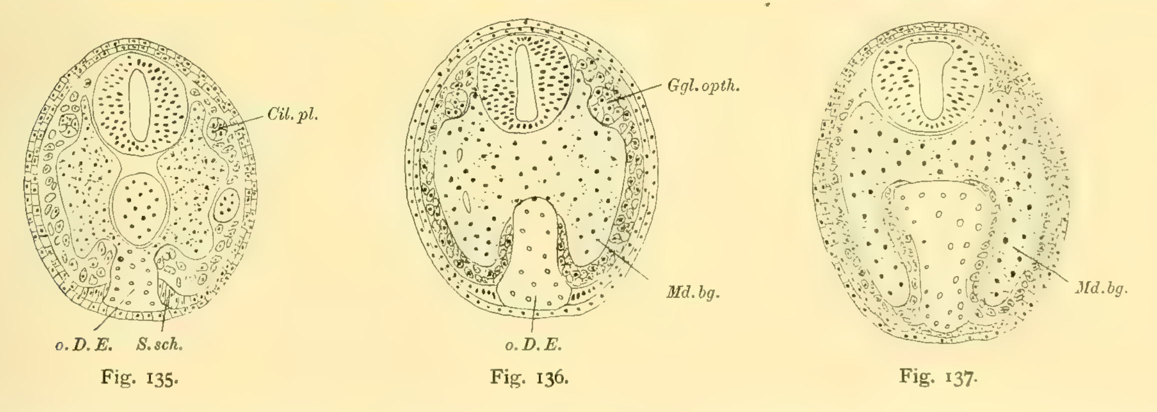


Fig. 135. Fig. 136. Fig. 137.

hinter der Hypophysenanlage, dort, wo das vordere Darmende dem Ektoderm anliegt, wird diese von einer einzigen Zelllage gebildet, welche sich in die Deckschichte des benachbarten zweischichtigen Ektodermbezirkes fortsetzt. Der Schnitt trifft die Infundibularwand des Vorderhirns, die zu beiden Seiten von den axialen Mesodermflügeln umgeben ist. Letztere erscheinen am folgenden Schnitte 136 mit einander median vereinigt und von der etwas schräg getroffenen oralen Darmwand bereits abgelöst. In ihrem Inneren weisen sie unregelmässig

1) Durch ein Versehen wurde in den Textfig. 135—137 das Entoderm nicht wie bei den übrigen Abbildungen in grauem Tone dargestellt.

zerstreute Lücken auf. An ihrer Aussenseite sind sie von freien Mesodermzellen überlagert, deren Ablösung von ihren dorsomedialen Abschnitten noch andauert. In ihre dorsolaterale Oberfläche ist das Ganglion ophthalmicum eingebettet, welches der in den vorhergehenden Schnitten getroffenen Ciliarplakode unmittelbar anliegt (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 11). Das orale Darmende erscheint gewissermaassen in das Ektoderm eingesenkt. Dieses wird an der Berührungsstelle der beiden Keimblätter von einer einschichtigen Lage cubischer Zellen gebildet, die sich in die Deckschichte der benachbarten Region fortsetzt. Die Sinnesschichte hört am seitlichen Rande der Berührungszone auf und staut sich geradezu am Entoderm an. Es liegt hier ein Ektodermabschnitt vor, der niemals zweischichtig gewesen war, sich also noch nicht in zwei Schichten differenzirt hat. — In der Ebene des Schnittes 137 ist das Ektoderm auch an der Berührungsstelle mit dem vorderen Darmende zweischichtig, die Sinnesschichte umfängt das angelagerte Entoderm in ganz ähnlicher Weise, wie die seitlichen Ränder der Schlundtaschen. Der Durchschnitt durch das vordere Ende des Kiemendarmes erscheint keilförmig gestaltet; ventral und vorn an der Berührungsstelle mit dem Ektoderm ziemlich schmal (vergl. auch Taf. LXII/LXIII, Fig. 1 und 2), verbreitert es sich dorsal- und caudalwärts, woselbst die Mesodermflügel sich bereits von der Darmwand abgelöst haben. Die namentlich beim Vergleiche mit den correspondirenden Schnitten durch jüngere Embryonen (122, 104, 73) ziemlich beträchtliche Verschmälerung der Berührungszone mit dem Ektoderm (vergl. Taf. LXII/LXIII, Ansicht von vorn, Fig. 2), ist wohl eine Folge des ventralwärts gerichteten Vorwachsens der

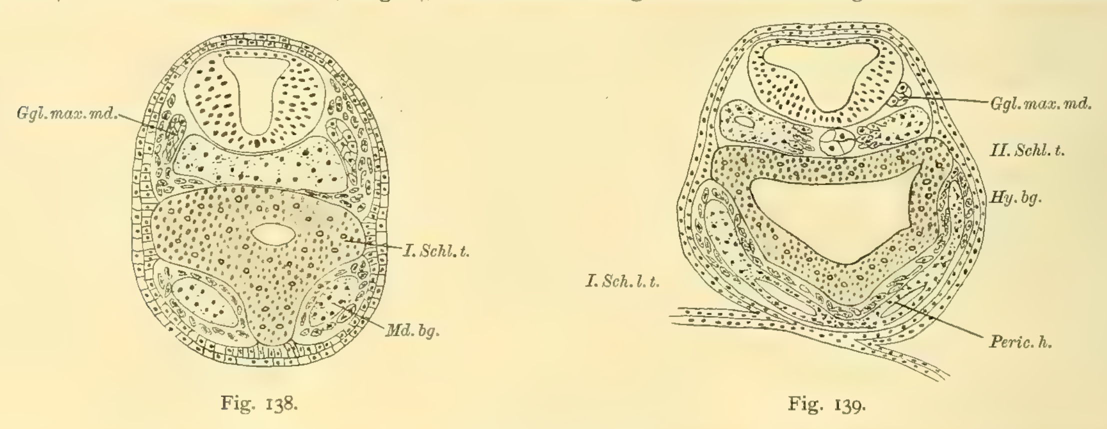


Fig. 138. Fig. 139.

Mandibularbogen, welche die Tendenz haben, sich an der Ventralseite des Kiemendarmes mit einander zu vereinigen. Die ventrale Berührungszone zwischen dem Ektoderm und der ventralen Wand des Kiemendarmes nimmt in demselben Maasse in caudaler Richtung an Länge etwas zu, wie die ektodermale Grenzfalte nach innen, d. h. in ventrocaudaler Richtung weiter vorgreift. Dies zeigt sich sehr deutlich beim Vergleiche der Abbildungen 2, 4, 6, 8, 10, 12, Taf. XLV/XLVI. — Der dem Mandibularbogen angehörige Theil der Mesodermflügel erscheint im Schnitte 137 an seiner ganzen, dem Ektoderm sowie dem Entoderm zugekehrten Oberfläche von freien Mesodermzellen umgeben, in seinem Inneren sind einige asymmetrisch angeordnete kleine Lücken vorhanden. Der Schnitt 138 trifft die ersten Schlundtaschen in ihren seitlichen Abschnitten, in welchen die dorsale Verbreiterung der Darmwand (Schnitt 137, Taf. LXII/LXIII, Fig. 11, Dorsalansicht) ausläuft. Die seitlichen Ränder der ersten Schlundtasche sind in rinnenförmige Einsenkungen der Sinnesschichte des Ektoderms eingebettet (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 1 und 3). Hierbei handelt es sich wohl nicht um eine aktive, sondern um eine passive, durch den Druck der seitlich ausladenden Schlundtaschen bedingte Gestaltung des Ektoderms. Dieser Schnitt trifft ferner die Pars maxillomandibularis, des Trigeminus, welche ventrolateralwärts einen Fortsatz bildet, die Anlage des Nervus maxillomandibularis (Taf. XLV/XLVI, Fig. 11). Ein unmittelbar hinter dem cranialen Ende der Chorda dorsalis gelegter Querschnitt (Schnitt 139) lässt den Kiemendarm fünfeckig begrenzt erscheinen; zu beiden Seiten ragen die Ausladungen der ersten Schlundtaschen und der in ihren ventralen Abschnitten getroffenen

zweiten Schlundtaschen vor; ventral bildet die Darmwand eine kleinere, der Länge nach median verlaufende Ausladung, die Fortsetzung jenes kielförmigen, ventromedianen Vorsprunges am vorhergehenden Schnitte. Dieser Ausladung entspricht an der inneren Oberfläche eine seichte Furche, die am Ausgussmodell (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 11) als Leiste erscheint. Dieser Abschnitt der Darmwand wurde in der letzten Entwickelungsphase durch die von beiden Seiten her vordringenden Mesodermflügel, die sich in der Medianebene bereits vereinigt haben, vollständig vom Ektoderm abgedrängt. Ich lasse es dahingestellt, ob jene ventromediane Rinne der Darmwand lediglich dadurch entstanden ist, dass die von beiden Seiten her andrängenden Mesodermflügel die ventrolateralen Abschnitte der Darmwand etwas nach innen zusammengedrängt, vorgedrängt haben, oder ob eine active Ausbuchtung der Darmwand stattfindet. — In der Umgebung des vorderen Chordaendes, im Bereiche des Ganglion maxillo-mandibulare beginnt sich die mediale Wand der Mesodermflügel, in deren Inneren sich kleinere Hohlräume finden, aufzulockern — ein Process, welcher, wie wir noch sehen werden, den ganzen dorsomedianen Abschnitt des unsegmentirten Mesodermtheiles ergreift. Es handelt sich hier im Wesentlichen um dieselbe Erscheinung, wie bei der ersten Ablösung der freien Mesodermzellen von den dorsalsten, dem Hirnrohre benachbarten Mesodermabschnitten, mit welchen dieser Process seinen Anfang nahm. — Im segmentirten Gebiete, woselbst die mediale Wand der Mesodermflügel zum grössten Theile in der Bildung des Myotomes aufgeht, ist dieser Process auf einen eng umschriebenen Bezirk der Wand der Dorsalsegmente beschränkt, das Angiosklerotom. Auch die Angiosklerotome beginnen sich in der Reihenfolge ihrer Ausbildung bereits aufzulockern und freie Mesodermzellen zu liefern, die sich zunächst dorsal- und medialwärts ausbreiten. — Die freien Mesodermzellen, welche im Schnitt 139 zwischen der ventralen Darmwand und dem axialen Mesoderm ventromedianwärts vorgedrungen sind, stammen fast alle von den Zellen ab, die sich hinter den Augenblasen von den dorsomedialen Mesodermabschnitten abgelöst haben. Die Abkömmlinge der vor dem Hörbläschen aufgetretenen Gruppe sind eben daran, sich am ventralen Ende des Hyoidbogens mit den vom Mandibularbogen aus vordringenden Zellen zu vereinigen (vergl. Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 11 und 12). Die im Bereiche der Grenzfalte, ventromedian vereinigten axialen Mesodermflügel bilden die epitheliale Wand der noch paarigen vordersten Cölomabschnitte, der Pericardialhöhlen, welche, wie der Frontalschnitt 140 zeigt, bis an die Hinterseite der ersten Schlundtasche vorreichen. In diesem Schnitte erscheint das Cölom nur auf der rechten Seite eröffnet, woselbst es übrigens insofern ein etwas atypisches Verhalten aufweist, als es durch eine dünne Zellwand in zwei Abtheilungen gesondert, gewissermaassen abgekammert ist. Zwischen der epithelialen Wand der Pericardialsäcke und dem vorderen Darmende haben sich von beiden Seiten her abgeplattete freie Mesodermzellen eingeschoben, die der ersteren zwar innig anliegen, aber nirgends andere als nachbarliche Beziehungen zu ihr aufweisen. — Ein etwas weiter dorsal geführter Parallelschnitt (Schnitt 141) zeigt die Pericardialhöhlen im Grunde der entodermalen Grenzfalte bereits von einander gesondert. Die rechte Pericardialhöhle erscheint wie im vorhergehenden Schnitte durch eine Zellplatte (*) in zwei Abtheilungen gesondert. Zugleich mit den Pericardialsäcken trifft der Schnitt den an diese unmittelbar anschliessenden verdickten ventralen Randstreifen der Mesodermflügel. Die Verdickung des, wie oben gezeigt wurde, peristomal entstandenen sogenannten Randstreifens greift also nicht auf das Gebiet der Pericardialsäcke über, sie schliesst nur unmittelbar an sie an. Aus diesem Grunde schieben sich auch die von

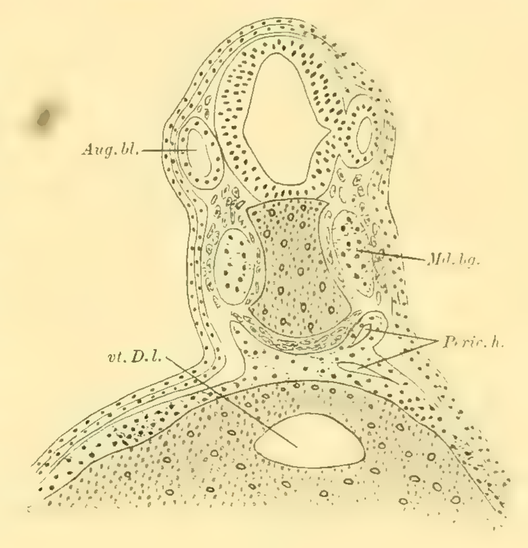


Fig. 140.

jenem verdickten Randstreifen sich ablösenden freien Mesodermzellen unter den Pericardialsäcken medialwärts, gegen die Concavität der Grenzfalte vor, woselbst sie auf die vom Vorderkopfe her, durch das Mandibulargebiet sich vorschiebenden freien Mesodermzellen stossen — die Abkömmlinge jener vordersten, hinter den Augenblasen aufgetretenen Gruppe (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 12, Pause). Die verdickten, peristomal entstandenen Randstreifen der axialen Mesodermflügel sind von der Dotterzellenmasse stets deutlich gesondert und in flache, rinnenförmige Einsenkungen ihrer Oberfläche eingelagert (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 9*). Sie treten daher an der äusseren Oberfläche des Embryos nicht vor. Die vordere Wand des ventralen Darmlumens besteht aus hohen prismatischen, pallisadenförmig an einander gereihten Zellen. Sie ist aus dem vordersten Abschnitte der invaginirten dorsalen Urdarmwand hervorgegangen (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 1) und wird im weiteren Verlaufe der Entwickelung die ventrale Wand des Vorderdarmes und die grossen Darmdrüsen liefern. Die oberflächlichen, das Lumen begrenzenden Elemente der Dotterzellenmasse sind, wie wir gesehen haben, ihrer Herkunft nach, den epithelialen Zellen der vorderen Wand des ventralen Darmlumens gleichwerthig, sie sind ebenfalls

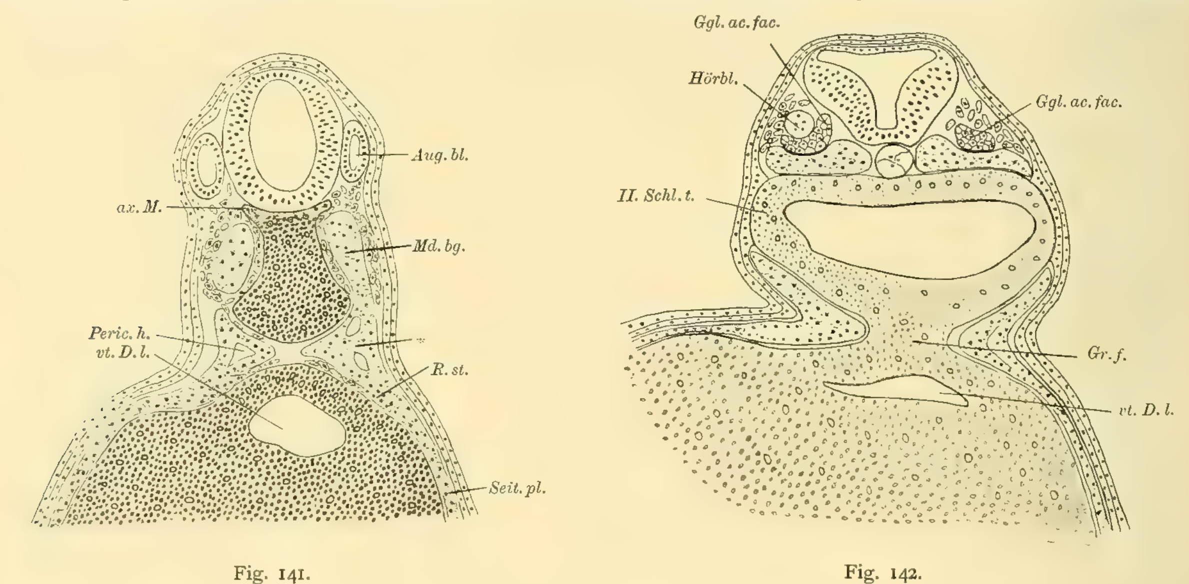


Fig. 141. Fig. 142.

Derivate des invaginirten Entodermfeldes (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 19—23 und Fig. 7—13), sie haben jedoch ganz die Beschaffenheit der zum grössten Theile von ihnen abgefurchten Dotterzellen angenommen. — Der zweite, im Schnitte getroffene Darmabschnitt, das flach angeschnittene orale Ende des Kiemendarmes, ladet nach den beiden Seiten hin in die ventralen Ausläufer der ersten Schlundtaschen aus. Ihr vorderer, dem Hirnrohre zugekehrter Abschnitt repräsentirt noch ein Stück Urdarmwand, in welches die vordersten Enden der axialen Mesodermkeime eingeschaltet sind. In diesem Gebiete endigen die verschmälerten, vorderen Ausläufer der axialen Mesodermflügel (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 11). In der Spalte, die zwischen ihnen und dem Mandibularmesoderm besteht (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 11), haben sich freie Mesodermzellen angesammelt.

Der Schnitt 142 trifft die zweiten Schlundtaschen, welche noch dem freien, abgeschnürten Abschnitte des Kiemendarmes angehören. Rechterseits ist die hintere Ecke der Pericardialhöhle getroffen. Zwischen den zweiten Schlundtaschen erreicht der Kiemendarm seinen grössten Breitendurchmesser (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 2), ein Verhalten, welches schon im Stadium 30 zu beobachten war. Dagegen erscheint der Zugang zum ventralen Darmlumen (*vt. D. l.*) durch das weitere Vordringen der entodermalen Grenzfalte, bezw. die Abschnürung des Embryos zu einem queren, biconvex begrenzten Spalt eingeengt (Taf. LIX/LX, Fig. 11), der sich caudalwärts

rasch verbreitert und die Dotterzellenmasse durchzieht. Dem dorsalen Abschnitte des Mesoderms liegt dicht die Acusticofacialisanlage (*Ggl. ac. fac.*) auf, welche der vorderen Wand der Hörblase unmittelbar benachbart ist (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 11). An der Aussenseite dieser Gebilde befinden sich zahlreiche freie Mesodermzellen, welche von den dorsomedialen, dem Hirnrohre zugewendeten Abschnitten der axialen Mesodermflügel stammen und im Hyoidbogen ventralwärts vorgedrungen sind. Die Hörblase ist, wie der folgende Schnitt 143 zeigt, mit der Sinnesschichte des Ektoderms noch an einer eng umschriebenen Stelle im Zusammenhange. Dorsalwärts bildet sie bereits eine kleine Ausladung, die Anlage des Recessus labyrinthi (*R. l.*). Der Schnitt trifft die Grenzfalte (*Gr. f.*) caudal von der zweiten Schlundtasche, hinter welcher, wie die Abbildungen Taf. LIX/LX, Fig. 11; Taf. XLV/XLVI, Fig. 12, zeigen, noch eine dritte Schlundtasche in Bildung begriffen ist. — Einen Schnitt durch das Gebiet der Glossopharyngeus-Vagusanlage stellt die Textfig. 144 dar. Dieser Zellcomplex, mit welchem die Ganglienleiste des segmentirten Körperabschnittes beginnt, nimmt an Ausdehnung beträchtlich zu und schiebt sich über den dorsomedialen Rand des 1. Segmentes hinweg ventrolateralwärts vor (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 11).

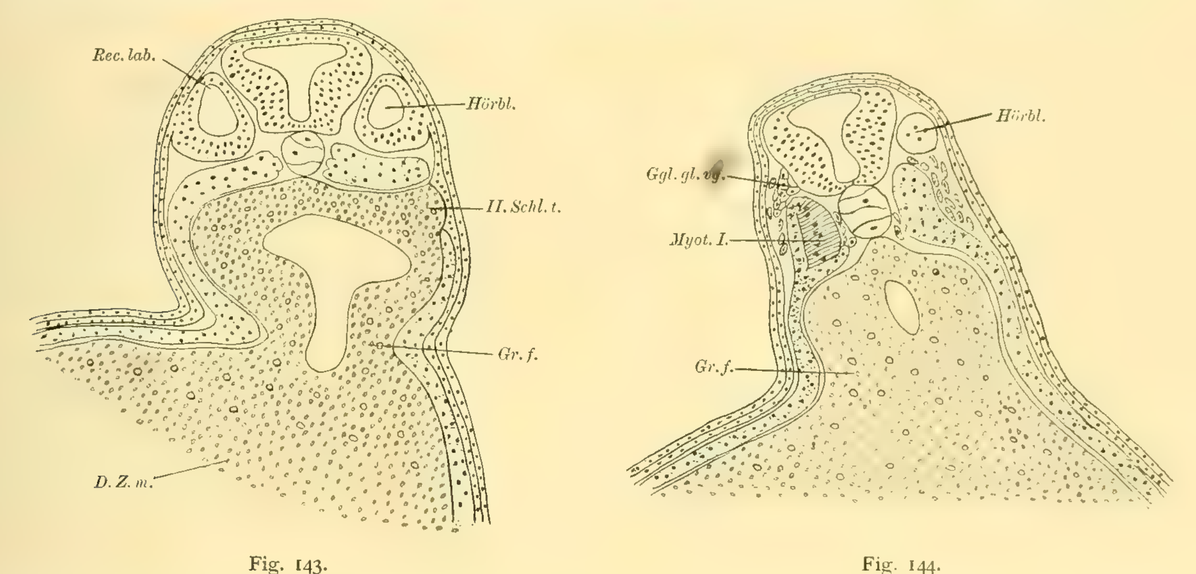


Fig. 143. Fig. 144.

Er wird von der hinteren Gruppe freier Mesodermzellen überlagert, welche sich unmittelbar hinter der Hörblase vom unsegmentirten Mesoderm abgelöst hat. Die noch einheitliche Glossopharyngeus-Vagusanlage befindet sich in minimaler Entfernung von der Hörblase, deren caudaler Pol an der rechten Seite des etwas schief geführten Schnittes zu sehen ist. — Der unmittelbar an den Kiemendarm anschliessende Abschnitt des Ektoderms bildet eine wulstförmige Vorragung, die gegen die Chorda kielförmig ausladet (Anlage der Hypochorda) und von dem engen Darmlumen umzogen wird (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 1 *Hyp. ch.*). Die Anlage des Kiemendarmes wird gegen die Dotterzellenmasse durch die seitlichen Ausläufer der Grenzfurche (Taf. XLV/XLI, Fig. 12 *Gr. f.*) abgegrenzt, in derem Bereiche die grossen unregelmässig, oder auch polyedrisch oder eiförmig gestalteten Dotterzellen in die prismatischen oder cylindrischen Elemente der seitlichen und dorsalen Darmwand übergehen. Mit der Darmwand beginnt sich auch die ganze Hinterkopfregion des Embryos vom Dotter abzuschnüren, was auch in der Seitenansicht des Embryos (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 32 *s*; vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 11, 12) sehr deutlich zum Ausdruck kommt.

Ueberblicken wir nun die Gesammtausbreitung der freien Mesodermzellen (Taf. XLV/XLVI, Fig. 11, 12, Pause), so zeigt sich, dass diese sich vor allem an der Aussenseite des Mandibularbogens, sowie an der Ventralseite des Kopfes, in der Concavität der entodermalen Grenzfalte erheblich vermehrt haben. Es erscheint

schon fast der ganze vor der zweiten Schlundtasche gelegene Abschnitt der Mesodermflügel von solchen Zellen überlagert. Durch die Ansammlung der freien Mesodermzellen wird namentlich im Bereiche des Mandibular- und des Hyoidbogens das Ektoderm wulstförmig vorgetrieben, so dass die zwischenliegende, mit der ersten Schlundtasche in Berührung stehende Zone des Ektoderms vertieft erscheint. Auf diese Weise kommt es an der äusseren Körperoberfläche zur Bildung der sogenannten ersten äusseren Kiemenfurche, bezw. der beiden ersten Visceralbögen, die in der Seitenansicht (SEMON, Taf. 4, Fig. 32 *s*) genau wiedergegeben sind.

Es erübrigt noch, die Befunde an Schnitten durch das caudale Körperende darzustellen. Der nebenstehend abgebildete Sagittalschnitt 146 stammt von einem Embryo (Stadium $31^1/_2$), bei welchem das peristomale Mesoderm vom ventralen Rande des Urmundes noch nicht abgelöst war (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 10). Wir dürfen wohl annehmen, dass der peristomale Mesodermkeim ebenso einen integrirenden Bestandtheil der Urmundlippe bildet, wie das Ektoderm und das Entoderm, d. h. dass derselbe an der Begrenzung des Lumens ebenso Antheil nimmt, wie etwa das Chordablastem und der axiale Mesodermkeim an der dorsalen Begrenzung der

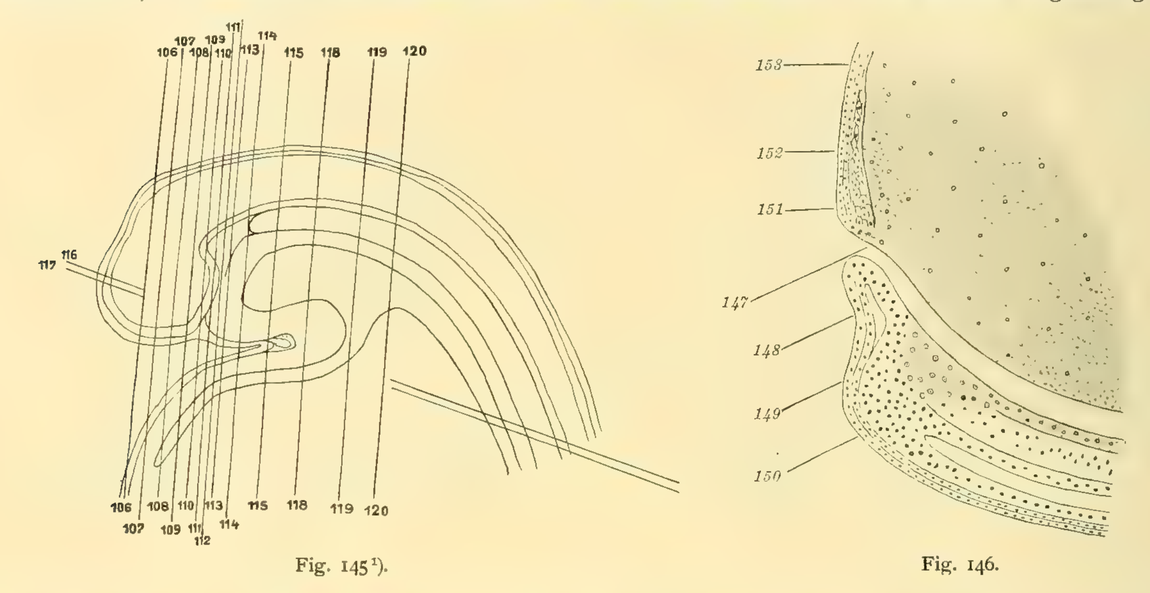


Fig. 145[1]).

Fig. 146.

Urdarmhöhle. Von den seitlichen Urmundlippen (Schnitt 147) war das peristomale Mesoderm bereits im vorhergehenden Stadium gesondert (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 10 und 9). Dieser Zustand dürfte wohl durch eine Ausschaltung des peristomalen Mesodermkeimes aus dem Verbande der Urmundlippe zu Stande gekommen sein — schon mit Rücksicht darauf, dass in dem verdickten, abgelösten Mesodermrande eine rege Proliferation herrscht und von hier aus nach erfolgter Ablösung fortwährend Zellmaterial für den sich immer weiter ausbreitenden Mesodermmantel nachgeschoben wird. Diese Oberflächenvergrösserung des Mesodermmantels im Allgemeinen dürfte in der Längsrichtung vor allem durch Apposition von Seiten des Mesodermkeimes, in der Transversalen hingegen durch intussusceptionelles Wachsthum zu Stande kommen. — Es dürfte sich also an den seitlichen und ventralen Urmundrändern um einen ähnlichen Process handeln, wie bei der Unterwachsung der axialen Mesodermursprungszonen und des Chordablastems durch das Entoderm. Am Urmundrande geht nun das Ektoderm nach Ausschaltung des zwischengelagerten peristomalen Mesodermkeimes unmittelbar in das Entoderm über. Es bestehen dann Verhältnisse, wie sie die correspondirenden Urmundabschnitte des ***Amphioxus*** schon

1) Ad Textfigur 145. Corrigenda:

No. 106 — 130	No. 109 — 133	No. 112 — 136	No. 115 — 139	No. 118 — 142
„ 107 — 131	„ 110 — 134	„ 113 — 137	„ 116 — 140	„ 119 — 143
„ 108 — 132	„ 111 — 135	„ 114 — 138	„ 117 — 141	„ 120 — 144

vom Beginne der Gastrulation an aufweisen. Das Ektoderm wirft, wie bereits erwähnt, rings um den After eine Falte auf, so dass die After-, bezw. Cloakenmündung in der Mitte einer kleinen Papille gelegen ist. — Die dorsale Begrenzung des Afters bildet der First jener ektodermalen Falte, die sich beim steten Zurückweichen der terminalen Appositionszone immer mehr verlängert. Ein Querschnitt durch diese Falte, deren inneres Blatt die ventrale (caudale) Wandung der Cloake liefert, ist in Textfig. 148 abgezeichnet. Das Lumen zeigt eine dreieckige Begrenzung. Die eine Wand wird von der oberflächlichen Entodermschichte der Dotterzellenmasse geliefert. Die beiden seitlichen, im Bogen in einander übergehenden Wände werden zum Theil von entodermalen, zum Theil von ektodermalen Elementen gebildet. Zu beiden Seiten liegen ihnen unmittelbar die abgelösten, verdickten, peristomalen Mesodermkeime an. Diese Falte kommt also dadurch zu Stande, dass sich die terminale Appositionszone der dorsalen Urmundlippe zugleich mit der ganz kurzen neurenterischen Verbindung vom Urmund-(After-)rande zurückzieht, während der die dorsale Begrenzung des Afterrandes bildende ektodermale Umschlag stationär bleibt. Würde dieser Umschlag zugleich mit der

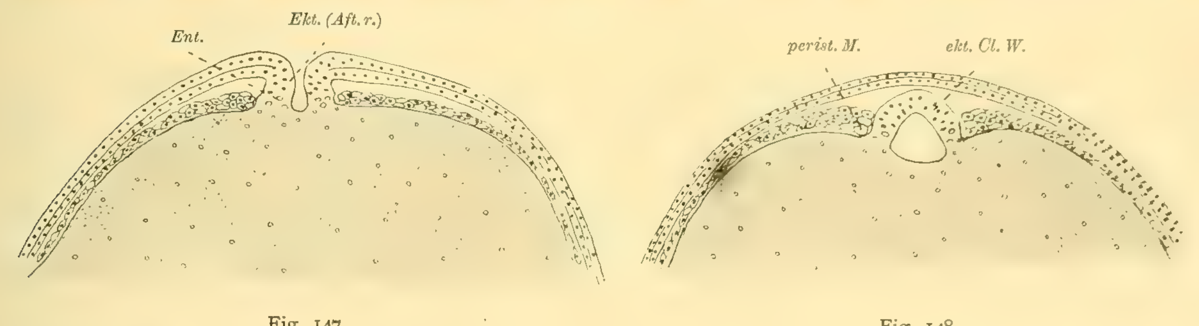


Fig. 147. Fig. 148.

terminalen Appositionszone zurückweichen, dann käme es zu einer erheblichen Verlängerung der Urmund-(After-)spalte in caudaler Richtung, und es würden sich in der Ebene des abgebildeten 148. Schnittes ähnliche Verhältnisse ergeben, wie im Schnitte 147. Ohne Berücksichtigung der näheren Umstände könnte man sogar verleitet werden, die Verhältnisse des Schnittes 148 durch eine Connascenz der ektodermalen Ränder der Urmundlippen des Schnittes 147 zu erklären. Davon kann nun aber gar keine Rede sein. — Der Umfang und die Lagerung des Urmundes (Afters) entspricht dem Verhalten der früheren Stadien, in denen die terminale Appositionszone der dorsalen Urmundlippe noch unmittelbar dem Urmundrande angehörte. Der dorsale Rand des Urmundes (After) bleibt stationär, während die terminale, vom oberflächlichen Ektoderm abgelöste Wachsthumszone zugleich mit der sie gewissermaassen abschliessenden neurenterischen Verbindung allmählich zurückweicht und das Ektoderm im gleichem Ausmaasse durch intussusceptionelles Wachsthum jene faltenartige Duplicatur bildet. Auf diese Verhältnisse wird bei Besprechung des nächsten Stadiums zurückzukommen sein. — Die Abbildungen 149 und 150 stellen Durchschnitte durch die terminale Appositionszone dar, welche nach wie vor den Keim für sämmtliche Axengebilde des Embryos repräsentirt. Das innere Blatt jener ektodermalen Falte geht im Bereiche des Schnittes 149 (vergl. Schnitt 146) in die ektodermale Anlage der Neuralplatte über, die als geschlossenes Rohr nach vorn apponirt wird. Auch das dorsomediane Chordablastem der terminalen Wachsthumszone grenzt unmittelbar an die Anlage des Neuralrohres. Insofern haben sich die Verhältnisse gegenüber den in Textfig. 88 dargestellten Befunden nicht wesentlich verändert. — Im Schnitte 150 erscheint das Chordablastem von dem Neuralrohre und den axialen Mesodermkeimen noch nicht gesondert. Von dieser Region aus wird nach vorn das Zellmaterial für die Chorda, das Neuralrohr, sowie die seitlichen Abschnitte des Entoderms, nach den beiden Seiten die axialen Mesodermflügel apponirt. Wäre nicht die Dotterzellenmasse vorhanden, dann würden — so wie bei *Amphioxus* — auch die ventrolateralen Abschnitte des Entoderms, hauptsächlich wohl durch intus-

susceptionelles Wachsthum, in caudaler Richtung an Ausdehnung zunehmen. (Der distalste Abschnitt des primären Harnleiters war bei dem Embryo, von welchem die abgebildeten Querschnitte stammen, noch nicht angelegt.) — Eine präcise Abgrenzung des rein axialen Mesodermkeimes der terminalen Appositionszone, von dem unmittelbar an ihn anschliessenden Rest des peristomalen Mesodermkeimes (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 9) lässt sich aus begreiflichen Gründen nicht durchführen. Nur die allgemeine Gestalt uud Begrenzung des Mesodermkeimes lässt

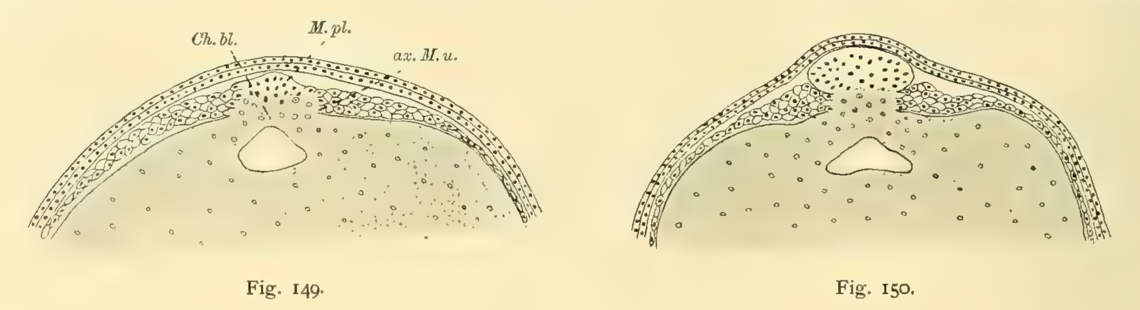


Fig. 149. Fig. 150.

dies erschliessen. — Diese beiden Mesodermabschnitte unterscheiden sich vor allem in ihren Leistungen und grenzen sich erst bei ihrer Differenzirung gegen einander ab. Der ursprüngliche Urmundrand ist nicht mehr continuirlich. Es erscheint in Folge des Zurückweichens eines dorsalen, integrirenden Bestandtheiles — der terminalen Appositionszone gewissermaassen gedehnt und entzwei getheilt, und wir haben allen Grund zur Annahme, dass bei dieser Theilung ein unmittelbar angrenzender Abschnitt des peristomalen Mesodermkeimes der seitlichen Urmundränder jener dorsalen, terminalen Wachsthumszone verblieben ist und auch im weiteren Verlaufe der Längenentwickelung so wie von Anfang an (vergl. Schema der Textfig. 3) einen Randstreifen der Mesodermflügel liefert.

Verfolgen wir die Serie nach vorn, so zeigt zunächst ein unmittelbar vor dem After gelegener Durchschnitt (Schnitt 151, vergl. auch Textfig. 146) den zuletzt abgelösten ventromedianen Keim des peristomalen Mesoderms verdickt und in Proliferation begriffen. Weiter nach vorn hin (Schnitt 152) bestehen die Mesodermflügel ventral aus einer einschichtigen Lage abgeplatteter Zellen, an denen eine Sonderung peristomal oder axial entstandener Elemente undurchführbar ist. Nach den beiden Seiten hin wird das Mesoderm etwas zahlreicher,

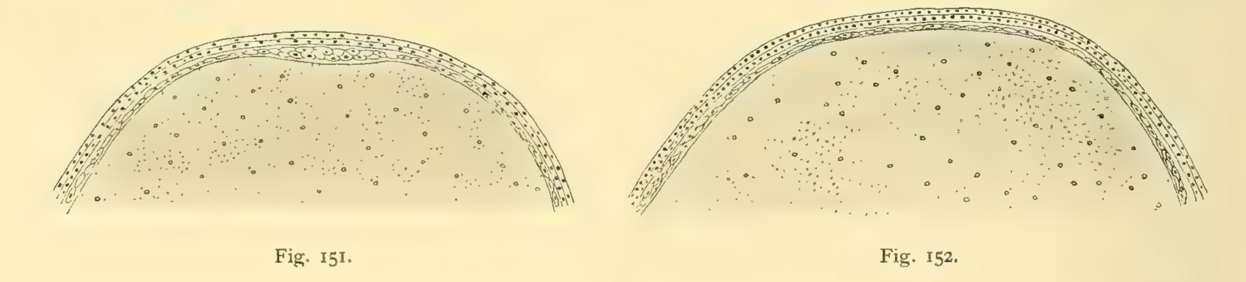


Fig. 151. Fig. 152.

seine Elemente beginnen sich in zwei Schichten zu sondern. Im Schnitte 153 ist bereits der freie ventrale Rand der Mesodermflügel getroffen, der in dieser Region noch nicht verdickt ist. Das Mesoderm schiebt sich unter dem dicht anschliessenden Ektodermmantel auf der Oberfläche der plastischen Dotterzellenmasse ventromedianwärts vor und verursacht hierbei an der letzteren eine flache Einsenkung. Weiter oralwärts wird der freie ventrale Rand des Mesoderms immer zellreicher, und in der unmittelbaren Nachbarschaft der Pericardialsäcke (vergl. Schnitt 141) beginnen sich bereits von demselben freie Mesodermzellen abzulösen; hier ist er also bereits in Differenzirung begriffen. Die Pericardialsäcke repräsentiren, wie bereits erwähnt, den vordersten Abschnitt der Seitenplatten, die weiter caudal noch nicht in zwei Lagen gesondert und auch nicht von dem peristomal entstandenen Randstreif der Mesodermflügel gesondert sind. Die Vereinigung der Pericardialsäcke erfolgt im

Bereiche der entodermalen Grenzfalte unter den Erscheinungen einer Connascenz. Möglicherweise vollzieht sich auch in der Region der Schnitte 151 und 152 ein ähnlicher Vorgang, wenngleich er hier in Folge der Zusammenkrümmung des Embryos sowie des Umfanges der Dotterzellenmasse auf einer relativ kürzeren Strecke und langsamer erfolgt. Dieser Vorgang wird aber noch dadurch complicirt, dass die präanale Vereinigungszone der Mesodermflügel auch durch die selbständige caudocranialwärts gerichtete Entfaltung des peristomalen Mesodermkeimes der ventralen Urmundlippe eine erhebliche Längenzunahme erfährt. Solange dieser ventromediane Mesodermkeim proliferirt, dürfte die Einengung des mesodermfreien Feldes der Dotterzellenmasse hauptsächlich durch ein concentrisches Vorwachsen der Mesodermflügel zu Stande kommen, wobei auch deren intussusceptionelles Wachsthum eine gewisse Rolle spielt.

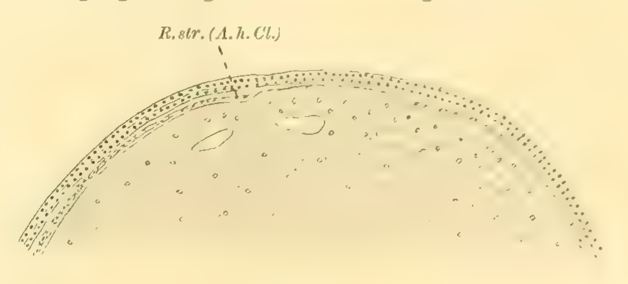


Fig. 153.

Im **Stadium 33** erreicht die Zusammenkrümmung des Embryos ihr Maximum. Das Kopfende reicht dann bis nahe an die Afteröffnung heran (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 12), und bedeckt einen beträchtlichen Abschnitt der Dotterzellenmasse. Die Gesammtkrümmung beträgt ca. 300°. Es kommt also bei *Ceratodus* — wohl in Folge des relativ grösseren Umfanges der Dotterzellenmasse — nicht zu einer so extremen Zusammenkrümmung wie bei *Triton* (vergl. Textfig. 170), bei welcher Form die Kopfspitze im Stadium der maximalen Zusammenkrümmung den After überragt und sich an ihrer — meistens rechten — Seite die Schwanzknospe in spiraliger Krümmung vorbeischiebt. Aber auch bei *Ceratodus* folgt die Axe des Embryos, wie schon SEMON angegeben hat, nicht dem Meridian der Dotterkugel, sondern erscheint ein wenig spiralig gedreht. Der Vorderkopf ist — wohl in Folge der Raumbeengung durch die gespannten und erst allmählich sich dehnenden Eihüllen — immer auf die Seite geneigt. Von in situ fixirten Embryonen können keine Medianschnitte gewonnen werden. — Die Kopfanlage ist nun bis in die Gegend der zweiten Schlundtaschen vom Dotter abgeschnürt. Die entodermale Grenzfalte greift bis über die dritte Schlundtasche hinaus vor (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 12, sowie Taf. XLV/XLVI, Fig. 13 und 14, welch' letztere von einem etwas jüngerem Embryo [Stadium $32^1/_2$] stammen). Die beiden Blätter der entodermalen Grenzfalte, die ventrale Wand des Kiemendarmes und die vordere Wand des ventralen Darmlumens weichen immer mehr aus einander. Zwischen ihnen haben sich die medialen Wände der paarig angelegten Pericardialhöhlen schon im vorigen Stadium mit einander vereinigt; nun confluiren auch die Lumina (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 14). — Die Einkrümmung des Hirnrohres beträgt nun ungefähr 80°, dementsprechend tritt auch die Mittelhirnregion (Taf. LIX/LX, Fig. 12 *M.h.b.*) am Scheitel der Kopfanlage deutlich hervor. Das Hirnrohr erreicht im Gebiete des Rautenhirnes unmittelbar hinter der Trigeminusanlage seine grösste Breitenausdehnung. Die beiden Ganglien des Trigeminus, das Ganglion ophthalmicum und maxillomandibulare, sind noch immer von einander gesondert. Das erstere hat seine Beziehungen zum Hirnrohre vollständig aufgegeben und caudalwärts einen Fortsatz entwickelt. Dieser ist zum Theil vom axialen Mesoderm überlagert und strebt der Stelle zu, wo das Ganglion maxillomandibulare mit dem Hirnrohre secundär in Verbindung tritt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 13, 14). Beide Ganglien erscheinen kommaförmig begrenzt. Die Hauptmasse des Ganglion ophthalmicum ist vorn gelegen und der Ciliarplakode unmittelbar angelagert. Der Fortsatz des Ganglion maxillomandibulare schiebt sich an der Oberfläche des axialen Mesoderms, knapp vor der ersten Schlundtasche, ventralwärts vor. Die Anordnung der übrigen Ganglien, sowie der Hirnfalte ist dieselbe geblieben, wie im vorhergehenden Stadium. An der noch immer nicht vollkommen vom Ektoderm abgelösten Hörblase tritt in einiger Entfernung von der Ablösungsstelle der Recessus labyrinthi dorsalwärts vor. — Zwischen dem

Hirnrohre und dem oralen Darmende hat sich die Hypophyse emporgeschoben und dabei das plastische Entoderm zurückgedrängt (Taf. LIX/LX, Fig. 12 *Hyp.*). — Die vordersten Abschnitte der axialen Mesodermflügel hängen noch an einer circumscripten Stelle mit dem oralen Darmende zusammen (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 14, braun punktirt). Die innere Mundbucht ist schon in den vorhergehenden Stadien durch das Vordringen des sich einkrümmenden Hirnrohres fast gänzlich zum Verschwinden gebracht worden. Mit der Einkrümmung des Hirnrohres erfolgt zugleich eine Erhebung der Chorda dorsalis und der dorsalen Darmwand, während die Schlundtaschen in ihrer Lage dadurch nicht beeinflusst werden. Darauf ist es zurückzuführen, dass die Chorda dorsalis in der Seitenansicht des auf Taf. XLV/XLVI, Fig. 14 abgebildeten Modelles über den dorsalen Enden der Schlundtaschen in immer grösserer Ausdehnung zum Vorschein kommt, von denen sie in früheren Stadien fast vollkommen verdeckt war (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 4, 6, 8, 10). Im Ganzen sind nun drei Schlundtaschen angelegt, von denen die letzten das Mesoderm noch nicht völlig durchbrochen haben. Hinter diesen erhebt sich die in intussusceptionellem Flächenwachsthum begriffene dorsale Darmwand wulstförmig über die Dotterzellenmasse, von welcher sie durch die in der Vornierengegend auslaufende Grenzfalte (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 14 *Gr.f.*) abgesetzt erscheint. — Noch deutlicher als im vorhergehenden Stadium ist der Einfluss der vordringenden entodermalen Grenzfalte auf die Gestaltung der Dotterzellenmasse an dem auf Taf. LIX/LX, Fig. 12 abgebildeten Modelle zu erkennen. Die Dotterzellenmasse erscheint gegenüber dem Firste der entodermalen Grenzfalte zu einem queren Riegel geformt bezw. zusammengeschoben, der das ventrale vom dorsalen Darmlumen scheidet. Das ventrale Darmlumen zeigt in seiner Ausdehnung sehr wechselnde Verhältnisse und ist in seinen peripheren Abschnitten häufig ringförmig gestaltet. Ob diese Anordnung durch eine secundäre Anlagerung und Verwachsung gegenüberliegender Wandabschnitte oder aber — was wahrscheinlicher ist — durch die periphere Vereinigung divertikelförmiger Ausladungen zu Stande kommt, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. — Das enge dorsale Darmlumen weist in der mittleren Körperregion eine meist biconvexe Begrenzung auf. In der Nachbarschaft der terminalen Appositionszone hat sich schon im vorhergehenden Stadium eine kleine Ausladung gezeigt (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 11 *p.a.D.*), die der in Verlängerung begriffenen neurenterischen Verbindung angehört. Distal von dieser Gegend beginnt jene ektodermale Falte, deren inneres Blatt die hintere Wand der Cloake bildet. Diese Falte hat in Folge des steten Zurückweichens der terminalen Appositionszone an Länge zugenommen. Ihr First bildet die hintere Begrenzung des Afters.

Die terminale Wachsthumszone tritt in dem Maasse, wie sie vom After bezw. vom Dotter zurückweicht, an der äusseren Körperoberfläche vor und erscheint von jener ektodermalen Falte deutlicher abgesetzt, als in den vorhergehenden Stadien. — Vergleichen wir die Medianschnitte Taf. LIX/LX, Fig. 8 und 12 mit einander, so zeigt sich, dass die Krümmung des Embryos im Bereiche seiner caudalen Körperhälfte nicht zugenommen hat, sondern im Gegentheile erheblich zurückgegangen ist. Die Streckung des Embryos hat in der letzten Entwickelungsphase erhebliche Fortschritte gemacht. Der Gesammteindruck der Krümmung der Körperaxe wird vor allem durch das Verhalten des Vorderkopfes bestimmt, der sich in Folge der Raumbeengung der Ventralseite des Rumpfes dicht anlagert. Dieses Verhalten führt im vorliegenden Stadium thatsächlich zu einer maximalen Einkrümmung, wenngleich die Streckung des Körpers bereits im vollem Gange ist. — Es ist wohl anzunehmen, dass der Tonus bezw. die Contraction der Myotome, welche sich nun auch schon in der distalen Körperhälfte zu differenziren beginnen, ein die Streckung einleitendes Moment bildet. Durch dieses Phänomen wird nun die terminale Appositionszone vollkommen dem behindernden Einflusse der Dotterzellenmasse entzogen und kann sich nun frei und ungehindert in tangentialer Richtung entfalten. — Das Verhalten dieser terminalen Wachsthumszone ist vom Beginne der Längenentwickelung an im Wesentlichen dasselbe geblieben. Auf Taf. LVII/LVIII, Fig. 8 ist diese Zone nach Abtragung des Mesoderms in der Seitenansicht dargestellt. Die Anlage des Neuralrohres setzt sich scheinbar unmittelbar in jene ektodermale Falte fort, welche die caudale Wand der Cloake bildet.

In die letztere senkt sich gerade an der Stelle, wo die terminale Appositionszone gegen die Cloakenwand abgesetzt erscheint, der noch solide primäre Harnleiter ein. Die axialen Mesodermkeime (*a. M. u.*) weisen eine nicht unbeträchtliche Längenausdehnung auf und endigen mit jenen peristomalen Ausläufern (*p. M. u.*) knapp vor den primärem Harnleitern. Vom ventralen Urmund-(After-)rande hat sich das peristomale Mesoderm schon längst abgeschnürt.

Betrachten wir die Ventralseite des Vorderkopfes (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 33), so fällt uns vor allem auf, dass jene „V"-förmige Furche, welche von den Riechplatten ihren Ausgang nahm, in ihren mittleren Abschnitten verstrichen und nur mehr an ihren vorderen Enden erhalten geblieben ist. Letztere sind nahezu in der Mitte jener Vorwölbungen des Ektoderms gelegen, die von den Riechplatten aufgeworfen werden (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 4). Wie die beigefügten Schnittbilder 154, 156 zeigen, kommt diese circumscripte Einsenkung, die wir nun als Riechgrübchen (*R. g.*) bezeichnen können, lediglich durch das Fehlen der Deckschichte zu Stande so dass also ein centraler Abschnitt der Riechplatte — ebenso wie wir es bei der Hörplakode bemerkt haben — der Bedeckung entbehrt und frei zu Tage liegt. Das Verstreichen des mittleren Abschnittes jener Furche wird dadurch hervorgerufen, dass sich die Deckschichte von vorn und von beiden Seiten her über den anfänglich in grösserer Ausdehnung freiliegenden einschichtigen ventromedianen Ektodermbezirk schiebt.

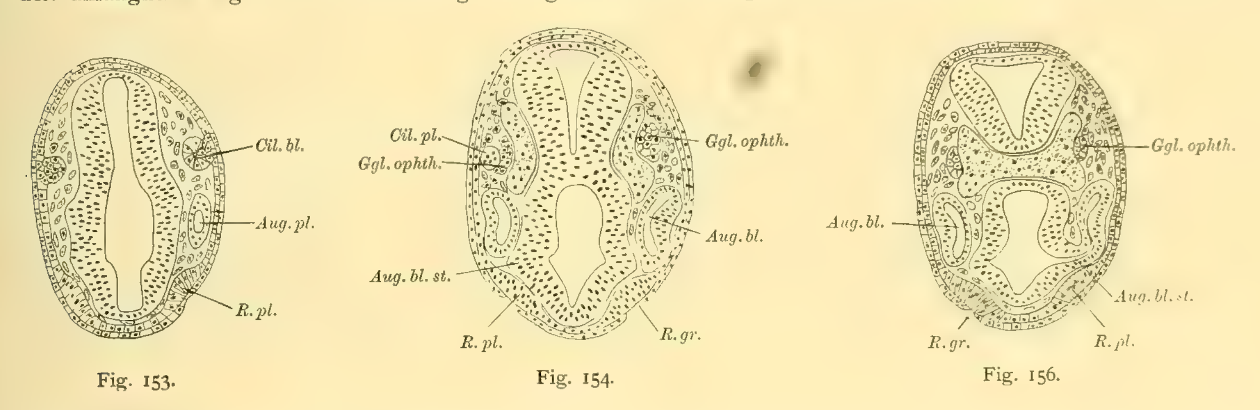


Fig. 153. Fig. 154. Fig. 156.

Dies kommt übrigens auch in der kommaförmigen Gestalt des Riechgrübchens zum Ausdrucke, welches oralwärts in eine feine Spalte ausläuft. — Im Schnitte 154 ist noch die eigenartige Gestalt der Ciliarplakode bemerkenswerth. Ich habe daher diese Stelle auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 1 bei stärkerer (210-facher) Vergrösserung wiedergeben lassen. Diese Plakode ist im Begriffe, sich von der Sinnesschichte des Ektoderms abzuschnüren, deren Derivat sie ist. Sie nimmt daher eine pilzförmige Gestalt an. Im Inneren birgt sie einen kleinen Hohlraum, um welchen die Zellen in epithelialer Anordnung gruppirt sind. Dieses Gebilde ist von der Umgebung vollständig isolirt. — Der Ciliarplakode ist, wie der folgende Schnitt zeigt, an ihrer caudalen Seite das Ganglion ophthalmicum des Trigeminus unmittelbar angelagert (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 13). Letzteres erscheint in eine nischenartige Vertiefung an der äusseren Oberfläche der axialen Mesodermflügel eingebettet und an seiner lateralen Seite von zahlreichen freien Mesodermzellen umgeben. Auf der einen Seite des etwas schief geführten Schnittes ist die unmittelbar hinter der Plakode gelegene Hauptmasse des Ganglions getroffen. Das Ganglion liegt in geringer Entfernung vom dorsalen Pole der Augenblase, deren Umbildung zum Augenbecher der folgende Schnitt 156 veranschaulichen soll. Es zeigt sich, dass die Einstülpung der Augenblase lediglich durch die Proliferation der seitlichen Augenblasenwand zu Stande kommt, die zunächst eine Verdickung des einschichtigen Epithels, dann eine Oberflächenvergrösserung nach innen zur Folge hat. Das Ektoderm zieht über diese Stelle glatt, ohne jegliche Verdickung seiner Sinnesschichte hinweg, ist aber der Augenblase unmittelbar angelagert. — Zwischen den Durchschnitten durch das Vorder- und Rautenhirn sind die vereinigten axialen

Mesodermflügel eingeschoben, welche dorsalwärts und gegen die Augenblasen zu vortreten. Sie sind deutlich gegen die an ihrer Aussenseite und in der Umgebung der Augenblasen zerstreuten freien Mesodermzellen abgrenzbar. — Der Schnitt 157 trifft jenen caudalen Fortsatz des Ganglion ophthalmicum, der sich gegen das Ganglion maxillomandibulare zu entwickelt hat (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 13, 14). Auf der rechten Seite des Schnittes ist das freie Ende dieses Fortsatzes zu sehen, welches in die dorsale Mesodermkante eingebettet ist. Auf der anderen Körperseite hat sich dieser Fortsatz anscheinend geradezu in das axiale Mesoderm hineingebohrt, von dem er im Schnitte allseitig umgeben ist. Im folgenden Schnitte 158 ist das Rautenhirn linkerseits gerade zwischen dem Ganglion ophthalmicum und maxillomandibulare getroffen, rechterseits ist das letztere bereits angeschnitten. Es liegt der äusseren Oberfläche der axialen Mesodermflügel unmittelbar an. In den letzteren sind zahlreiche unregelmässig angeordnete centrale Lücken vorhanden, deren Ausdehnung auf beiden Körperseiten und auch individuell verschieden ist. Es liegt ein schiefer Längsschnitt durch das mandibulare Mesoderm vor.

Wie schon der Medianschnitt Taf. LIX/LX, Fig. 12 erkennen lässt, hat sich in der letzten Entwickelungsphase die Hypophysis beträchtlich vergrössert. Sie ist zu einer zungenförmigen Platte geworden, die sich keilförmig zwischen die Hirnwand und das Ektoderm eingeschoben hat. Im Schnitte 158 ist sie der Fläche nach

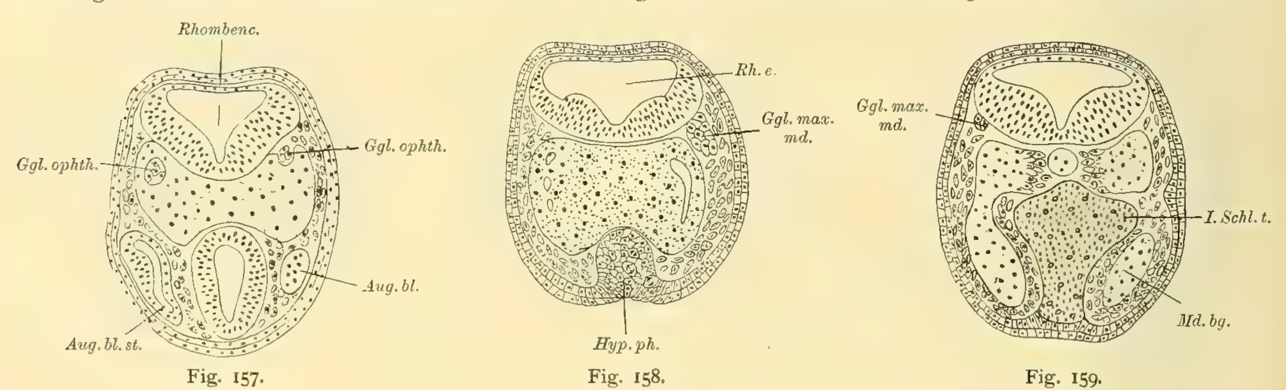


Fig. 157. Fig. 158. Fig. 159.

getroffen, ihre Zellen sind verhältnissmässig klein, in reger Proliferation begriffen und mosaikartig zusammengefügt; am Seitenrande der Hypophysis nehmen sie eine hohe prismatische Gestalt an und gehen, allmählich niedriger werdend, in die Sinnesschichte des benachbarten Ektodermbezirkes über. An einer eng umschriebenen median gelegenen Stelle fehlt die Deckschichte, auch unmittelbar vor der Hypophysenanlage ist das Ektoderm noch einschichtig und besteht aus einer einfachen Lage hoher prismatischer Zellen. Die Untersuchung jüngerer Embryonen ergiebt, dass sich an dieser Stelle, ebenso wie im Bereiche der Riech- und Hörplatte die Deckschichte von der Nachbarschaft her vorgeschoben hat, so dass also die Hypophyse, ebenso wie diese Plakoden, unmittelbar aus dem einschichtigen primären Ektoderm hervorgegangen ist. Die Fig. 4 auf Taf. LXII/LXIII zeigt die Hypophysenanlage in der Ansicht von oben (von innen her). — Unmittelbar an die Hypophysenanlage schliesst sich die orale Berührungszone des äusseren und inneren Keimblattes, welches sich, allmählich schmäler werdend, bis in die Gegend der ersten Schlundtaschen erstreckt (Taf. LXII/LXIII, Fig. 4 *or.B.z.*). Auf dem Medianschnitte Taf. LXX/LXXI, Fig. 1 zeigt sich ferner, dass das Ektoderm im vorderen, oralen Bereiche der Berührungszone von der Hypophysenanlage weg einschichtig ist und erst zwischen den ventralen Enden der Mandibularbogen zweischichtig wird. In diesem zweischichtigen Gebiete (Schnitt 159) erscheint das Entoderm in eine Rinne der Sinnesschichte eingebettet. An dieser Stelle war das Ektoderm schon in früheren Stadien zweischichtig geworden, während im vorderen oralen Bereiche ein Abschnitt des primären zweischichtigen Ektoderms erhalten geblieben ist (vergl. Schnitt 44, 67, 81, 110). Die zunächst in caudaler Richtung erfolgende Vergrösserung der vorderen

Berührungszone zwischen dem Ektoderm und Entoderm ist, wie bereits erwähnt wurde, eine Folge der Abschnürung der Kopfanlage und wird durch das Vordringen der entodermalen Grenzfalte und die allmähliche Einziehung des Ektoderms verursacht. Diese Berührungszone überschreitet das Gebiet der entodermalen Mundbucht, auf welches sie anfänglich beschränkt war, nur ganz wenig (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 5—12). An der äusseren Oberfläche des Kopfes entspricht ihr eine dreiseitig begrenzte grübchenförmige Einsenkung (SEMON, Taf. 4, Fig. 33), welche in ihrem caudalen Abschnitte durch das Zusammenrücken der ventralen Enden der Mandibularbögen allmählich eingeengt und zum Verstreichen gebracht wird.

Das mandibulare Mesoderm ist im Schnitte 159 und zwar linkerseits im Zusammenhange mit dem dorsalen Abschnitte des parachordalen, unsegmentirten Mesoderms getroffen, welches sich in der Umgebung der Chorda dorsalis bereits in freie Mesodermzellen aufzulösen beginnt. Die Lage dieses Zellcomplexes ist aus Taf. LIX/LX, Fig. 14, Pause, ersichtlich. An seiner ganzen Oberfläche ist der mandibulare Abschnitt der Mesodermflügel von den schon früher abgelösten und ventralwärts vorgewachsenen freien Mesodermzellen umgeben. Das Mesoderm des Hyoidbogens ist im Schnitte 160 der ganzen Länge nach getroffen. Es besteht so wie jenes des Mandibularbogens aus einem inneren Zellenstrange, der durch die beiden vorderen Schlundtaschen aus dem anfänglich einheitlichen axialen Mesodermflügel herausgeschnitten wurde, und einem Mantel von freien Mesodermzellen. Die

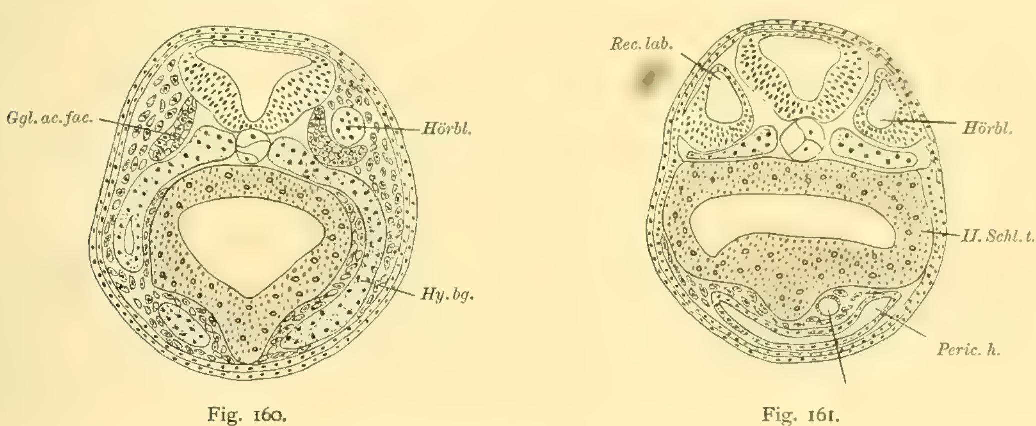


Fig. 160. Fig. 161.

Ablösung der letzteren von der dorsomedianen Wand dieser Mesodermflügel ist nahezu beendigt, die ventralwärts gerichtete Ausbreitung dieser Zellen wird vor allem durch ihre Vermehrung bedingt. — Zwischen der Hörblase und der dorsalen Oberfläche der Mesodermflügel ist die Acusticofacialisanlage eingekeilt. Der Kopfdarm ladet ventral in einen kielförmigen Vorsprung aus, der vom Ektoderm schon nahezu abgehoben erscheint. Der Schnitt geht durch das caudale Ende der oralen Berührungszone der beiden Keimblätter. — Ein folgender Schnitt 161 ist durch die zweiten Schlundtaschen und die noch immer mit dem Ektoderm im Zusammenhange stehenden Hörbläschen gelegt, deren Recessus labyrinthi (*R. l.*) dorsalwärts dütenförmig ausladen. Zu beiden Seiten liegen die Ränder der zweiten Schlundtaschen dem Ektoderm unmittelbar an. Ventral ist das Entoderm des Kiemendarmes durch das von beiden Seiten her vorgedrungene Mesoderm von dem glatt begrenzten Ektoderm (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 4) abgedrängt worden. Schon im vorhergehenden Stadium hatten sich an dieser Stelle die axialen Mesodermflügel vereinigt, in deren Innerem die paarig angelegten vordersten Cölomabschnitte entstanden waren. Nun sind auch diese mit einander in Verbindung getreten. Es ist zur Bildung einer unpaaren, schon ziemlich ausgedehnten Pericardialhöhle gekommen. Zwischen der dorsalen Wand der Pericardialhöhle und dem Entoderm haben sich freie Mesodermzellen vorgeschoben. Zu beiden Seiten jenes kielförmigen, ventralen Entodermvorsprunges haben sich einige dieser freien Mesodermzellen, die in der Bahn der ersten Arterienbögen gelegen sind, bereits abgeplattet und zu röhren- oder bläschenförmigen Gebilden gruppirt (*). Mit diesem Vor-

gange nimmt die Bildung der Gefässe ihren Anfang. Noch deutlicher tritt dies Verhalten im mittleren Bereiche der eigentlichen Herzanlage, am Schnitte 162 zu Tage, welcher hinter der zweiten Schlundtasche, durch den ersten Branchialbogen gelegt ist. In diesem Schnitte erscheinen die beiden Pericardialhöhlen noch nicht mit einander vereinigt, es besteht also noch ein Mesocardium anterius (*M.v.*). Zwischen der leicht gewölbten ventralen Wand des Kiemendarmes und dem Pericardium ordnen sich die freien Mesodermzellen zu bläschen- oder netzförmigen Gebilden. Die von diesen Zellen umschlossenen unregelmässigen, lacunären Hohlräume öffnen sich auf den Nachbarschnitten zwischen den sie begrenzenden Zellen, welche die Anlage des Endocardiums bilden. — Die Wege, welche diese freien Mesodermzellen genommen haben, um in die Concavität der Grenzfalte zu gelangen, sind aus den beigefügten Abbildungen frontal geführter Schnitte ersichtlich. Der Schnitt 163 zeigt die ventralen Enden der ersten Schlundtaschen, welche die Mandibularbögen von den im Bereiche der entodermalen Grenzfalte gelegenen Pericardialsäcken trennen (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 13). Um den ventralen, allmählich auslaufenden Rand der Schlundtasche herum haben sich die freien Mesodermzellen von vorn und oben her unter die dem Kiemendarme benachbarte Wand der Pericardialsäcke vorgeschoben. Sie bilden jedoch

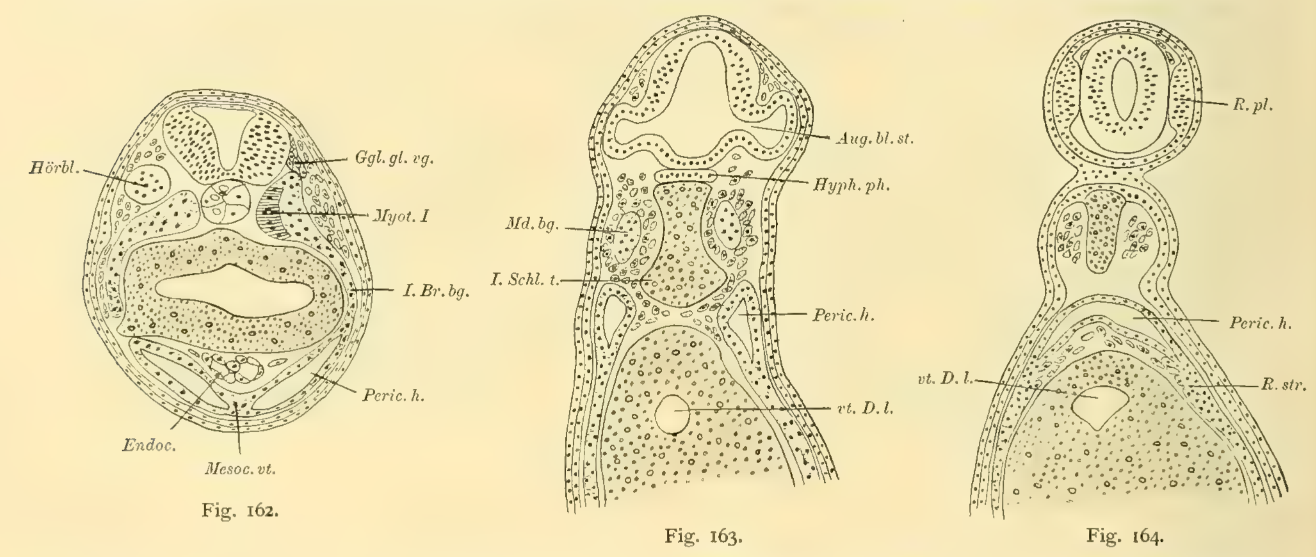


Fig. 162. Fig. 163. Fig. 164.

nur einen kleinen Theil des Endocardiums — etwa das Endocardium des Bulbusendes und die primäre Gefässwand des Truncus arteriosus. — Die Hauptbildungsstätte des Endocardiums sind die verdickten, unmittelbar an die Pericardialsäcke anschliessenden vorderen Enden der peristomal entstanden Randstreifen der Mesodermflügel. Diese sind in dem Schnitte 164 getroffen. Von diesen, an die Seitenplattenabschnitte der Mesodermflügel unmittelbar anschliessenden Randstreifen lösen sich fortwährend freie Mesodermzellen los, die sich zwischen den Pericardialsäcken und der epithelialen, vorderen Wand des ventralen Darmlumens medialwärts vorschieben. Im Bereiche des Mandibularbogens sind im Schnitte 164 die freien Mesodermzellen getroffen, die sich an der Oberfläche des axialen Mesoderms ventralwärts ausgebreitet haben (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 13, Pause). Ein nahezu senkrecht auf diesen Schnitt durch die Concavität der entodermalen Grenzfalte geführter Querschnitt ist auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 4 bei stärkerer Vergrösserung in den Farben des Präparates (Parakarmin-Bleu de Lyon) dargestellt. Von beiden Seiten her haben sich freie Mesodermzellen (*f. M. z.*) gegen die Concavität der Grenzfalte vorgeschoben. Sie sind ebenso deutlich vom Entoderm, wie von der einschichtigen epithelialen Wand der Pericardialhöhle gesondert, welch' letztere in Folge der Krümmung ihrer Oberfläche an den einzelnen Schnitten nur an gewissen Stellen genau quer getroffen ist. Die Frage, ob die medialen Wandabschnitte des Pericardiums sich an der Bildung des Endocardiums durch Zellabgabe betheiligen, kann nur an solchen Stellen einwandsfrei

entschieden werden, an denen dieselbe senkrecht auf ihre nach allen Richtungen gekrümmte Oberfläche getroffen ist. Es sind daher an jedem Schnitte nur ganz bestimmte Stellen beweiskräftig. Im vorliegenden Schnitte z. B. die dorsalen dem Kiemendarme zugekehrten Abschnitte. Aber auch die dem ventralen Darmlumen zugekehrten Wandabschnitte sind nur wenig schräg getroffen und erscheinen von den Endocardzellen deutlich gesondert. Für diese Stellen bietet eine Sagittalschnittserie vollkommen einwandfreie Befunde. So ist es möglich, an quer, frontal und sagittal geführten Schnitten alle Stellen des Pericardiums auf das fragliche Verhalten zu untersuchen. — Nirgends haben sich nun Befunde ergeben, die dafür sprechen würden, dass die Splanchnopleura der Pericardialsäcke Zellenmaterial an das Endocardium abgiebt. Dasselbe gilt von den Beziehungen des verdickten, unmittelbar an das Pericardium anschliessenden Randstreifens des Mesoderms zum Entoderm bezw. zur Dotterzellenmasse. Sowohl dieser selbst, als die von ihm sich ablösenden und gegen die Concavität der Grenzfalte sich verschiebenden Zellen sind sowohl von den hohen epithelialen Zellen der vorderen Wand des ventralen Darmlumens als auch von den grossen scholligen Elementen der Dotterzellenmasse mit aller Sicherheit abgrenzbar. Bei entsprechend differenzirter Färbung zeigt sich, dass sich die Dotterkörnchen in den grossen Dotterzellen viel intensiver anfärben, als die bereits in Differenzirung begriffenen mesodermalen Zellen des verdickten Randstreifens. Letzterer setzt sich lateralwärts in den aus abgeplatteten Elementen bestehenden Seitenabschnitt des Rumpfmesoderms fort.

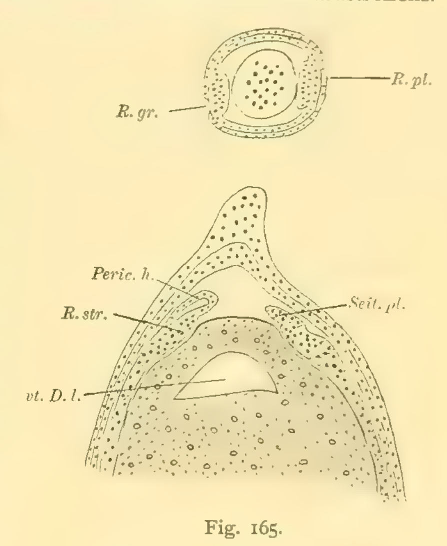


Fig. 165.

Der Frontalschnitt 165 ist durch die caudalen, nach beiden Seiten hin zipfelförmig ausladenden Abschnitte der Pericardialhöhle geführt, an welche die ventralen Randstreifen unmittelbar anschliessen. Diese kommen an frontal geführten Schnitten zwischen zwei Seitenplattenabschnitte zu liegen. Vor ihnen befinden sich die im Bereiche der entodermalen Grenzfalte sich entwickelnden Cölomabschnitte des unsegmentirten Kopfmesoderms — die Pericardialsäcke — lateralwärts schliessen an sie die Seitenplattenabschnitte des Rumpfmesoderms an. Aus später zu erörternden Gründen ist der verdickte ventrale Randstreif der Mesodermflügel nicht als ein Abschnitt der Seitenplatten, sondern als ein selbständiger Abschnitt des Mesodermflügel zu betrachten, der sich zu den Seitenplatten ähnlich verhält, wie das Angiosklerotom zum Myotom. Im Bereiche der Pericardialsäcke, der vordersten Abschnitte der Seitenplatten, giebt es keinen verdickten Randstreifen, hier bilden die Seitenplatten selbst den ventralen Rand der Mesodermflügel. — Der verdickte ventrale Randstreif kommt anscheinend nur denjenigen Mesodermabschnitten zu, welche von dem axialen Mesodermkeimen des hinteren Abschnittes des axialen Keimbezirkes bezw. der terminalen Wachsthumszone aus nach vorn apponirt werden. Diese Mesodermkeime reichen schon in den frühesten Stadien auf den dorsolateral benachbarten Urmundrand vor, und diese seitlichen, peristomalen Ausläufer der Mesodermursprungszonen apponiren nach vorn zu den ventralen Randstreifen der Mesodermflügel, welcher demnach peristomalen Ursprunges ist (vergl. p. 674, der Textfig. 3). Der vor jener intermediären, zuerst apponirten Zone gelegene vordere Abschnitt des anfänglichen einheitlichen dorsalen axialen Keimbezirkes hat keine Beziehungen zum Urmunde und liefert wahrscheinlich das ganze unsegmentirte Mesoderm des Kopfes, welchem auch die Pericardialsäcke zum grössten Theile angehören.

Was die Beziehungen der Seitenplatten — insbesondere der vordersten, pericardialen Abschnitte derselben — zu den verdickten Randstreifen der Mesodermflügel anbelangt, so sprechen mancherlei Anzeichen dafür, dass der Seitenplattenabschnitt den Randstreifen ventralwärts überwächst und sich an dessen Oberfläche ausbreitet. Im Schnitte 165 steht der verdickte Randstreif linkerseits mit dem Pericardium im breiten

Zusammenhang. Die Grenze zwischen den beiden Abschnitten der Mesodermflügel verläuft nahezu parallel mit deren äusserer Oberfläche, während sie ursprünglich wohl senkrecht auf dieselbe eingestellt war. — Die Frage, ob die Seitenplatten den ventralen Randstreifen überwachsen oder ob dieser durch Abspaltung oberflächlicher Zellen sich an der Vergrösserung der Seitenplatten betheiligt, lässt sich speciell in der Region des Schnittes 165 bei *Ceratodus* schwerer entscheiden als z. B. bei *Triton*, weil beide Abschnitte der Mesodermflügel sehr lange — bis zur Differenzirung ihrer Elemente — mit einander in breitem, unmittelbarem Zusammenhange bleiben, und ihre gegenseitigen Beziehungen daher schwerer feststellbar sind. Als ein Anhaltspunkt ist die Richtung der Zelltheilungen zu verwerthen, die in der oberflächlichen Schichte parallel der Oberfläche erfolgen, was auf ein rasches intussusceptionelles Flächenwachsthum der Seitenplatten schliessen lässt. Bei *Triton* hingegen löst sich der verdickte ventrale Randstreif schon frühzeitig von dem benachbarten Seitenplattenabschnitte los, der ihn vollkommen frei überwächst. Zur Darstellung dieser Verhältnisse habe ich zwei den Schnitten 163 und 165 entsprechenden Schnitte aus einer *Triton*-Serie abgezeichnet. Der ventrale Randstreif bildet einen nach aussen deutlich abgegrenzten, compacten Zellcomplex, über welchen sich abgeplattete Zellen vorschieben, die mit den

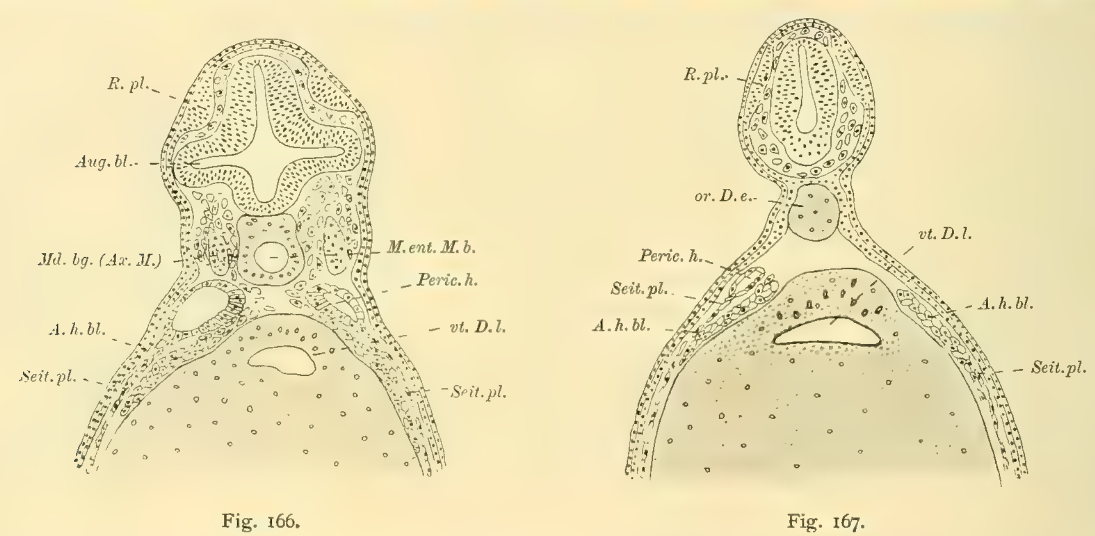


Fig. 166. Fig. 167.

Seitenplatten in einer Schichte liegen. Der Umstand, dass schon frühzeitig eine räumliche Trennung des noch compacten, erst in Differenzirung begriffenen Randstreifens von dem benachbarten Seitenabschnitte der Mesodermflügel eintritt, erleichtert die Feststellung der gegenseitigen Beziehungen dieser Abschnitte. Ein Austritt oberflächlicher Zellen aus dem Verbande der Randstreifen und ein Angliedern derselben an den Seitenplattenabschnitt kann unter solchen Umständen der Beobachtung nicht entgehen. Da nun ein derartiges Verhalten nicht nachweisbar ist, die Randstreifen vielmehr gegen die Seitenplatten stets eine regelmässige Begrenzung aufweisen, so kann mit ziemlicher Sicherheit behauptet werden, dass bei *Triton* — und dasselbe dürfte wohl auch für *Ceratodus* gelten — die Seitenplatten den Randstreifen überwachsen, sich an dessen Oberfläche ventralwärts vorschieben und von ihm kein Zellmaterial zu ihrer Vergrösserung erhalten. Am abgebildeten Schnitte 166 zeigt sich ferner, dass die etwas verdickte innere Wand der Pericardialsäcke (die Splanchnopleura) auch bei *Triton* sich nicht an der Bildung des Endocardiums betheiligt. Hinsichtlich der Herkunft des letzteren verhält sich *Triton* genau so wie *Ceratodus*.

Die Pericardialsäcke setzen sich im Schnitte 162 rechterseits in den zum ersten Dorsalsegment gehörigen Abschnitt der Mesodermflügel fort. Dies ist nur ein zufälliges, durch die schiefe Schnittführung bedingtes Zusammentreffen. Die in diesem Stadium vorliegende Anlage der Pericardialwand gehört zum grössten Theile

dem unsegmentirten Kopfmesoderm an, ist aber, wie wir gesehen haben, bereits im Begriffe, sich caudalwärts über die benachbarten Abschnitte des Randstreifens auszudehnen, dessen vorderes Ende etwa der Grenze zwischen dem segmentirten und unsegmentirten Kopfmesoderm entspricht. Bei der Beurteilung dieser Verhältnisse ist übrigens die Krümmung der Embryonen mitzuberücksichtigen. Diese bedingt, dass die Transversalebenen nicht parallel, wie bei gestreckten Embryonen, sondern radiär angeordnet sind, wodurch die Feststellung der Beziehungen zwischen den einzelnen ventralen Mesodermabschnitten zu den zugehörigen dorsalen Abschnitten etwas erschwert wird. — An der dorsalen Kante des im Schnitte 162 getroffenen ersten Dorsalsegmentes tritt das vorderste Ende der Ganglienleiste des segmentirten Körperabschnittes, die Glossopharyngeus-Vagusanlage (*Gl. vg.*), vor (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 13). Ein parallel geführter Querschnitt (Schnitt 168) ist durch den ventralen Abschnitt der entodermalen Grenzfalte gelegt, in deren Bereiche sich die Kopfanlage vom Dotter abschnürt. Letztere ist, wie bereits erwähnt, bei in situ conservirten Embryonen dieses Alters meist zur Seite geneigt und erscheint daher im Schnitt der Dotterzellenmasse schief angesetzt. Die entodermale Grenzfalte scheidet den schmalen Zugang zu dem umfangreichen ventralen Darmlumen (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 12) von der Kiemendarmhöhle, welche sich unmittelbar hinter der dritten Schlundtasche zu einem sagittal gestellten Spalt verengt. Wenige Schnitte weiter caudal vereinigen sich die beiden Hohlräume. Wie im vorhergehenden Stadium verstreicht die entodermale Grenzfalte nach den beiden Seiten hin, woselbst sie nun bereits bis in das Gebiet der Vorniere zu verfolgen ist (Taf. XLV/XLVI, Fig. 14 *Gr. f.*). Dorsal bildet die Darmwand eine kielförmige mediane Leiste, welche der Chorda dicht anliegt und sich im Laufe der weiteren Entwickelung zur Hypochorda gestaltet. Die Zellen der Chorda dorsalis sind in dieser Körperregion geldrollenartig an einander gelegt und weisen in ihrem Protoplasma bereits kleine Vacuolen auf. — Das Mesoderm bedeckt den hinter den zweiten Schlundtaschen gelegenen Abschnitt des Entoderms bezw. der Dotterzellenmasse als eine zwei- bis dreischichtige Zellplatte, in welcher eine Schichtung in zwei Blätter nur im Bereiche der Vornierenanlage zu bemerken ist. Dieser Mesodermmantel steht mit den Dorsalsegmenten noch im unmittelbaren Zusammenhange. —

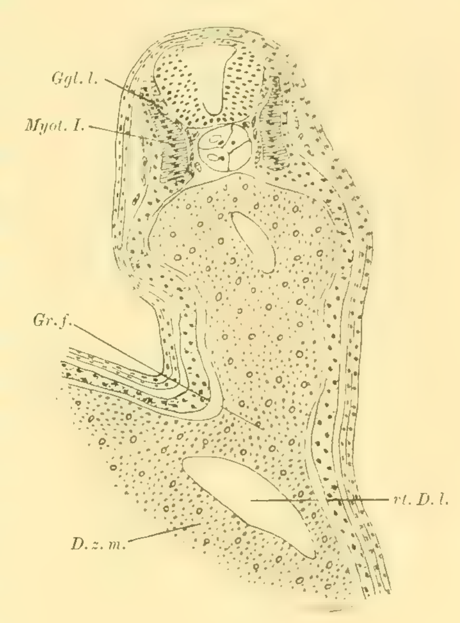


Fig. 168.

Die Auflockerung der Angiosklerotome hat weitere Fortschritte gemacht. Die auf diese Weise frei gewordenen Zellen schieben sich zu beiden Seiten der Chorda und des Medullarrohres dorsalwärts empor, woselbst sie in die unmittelbare Nachbarschaft der ektodermalen Zellen der Ganglienleiste gelangen (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 14, Pause). Die Ganglienleiste tritt nur in ihrem vordersten, Glossopharyngeus-Vagusabschnitte als eine geschlossene Zellgruppe auf, in ihren übrigen Abschnitten jedoch besteht sie aus lose an einander gefügten Zellen, die erst später, bei der Bildung der segmentalen Ganglien einen innigeren Verband eingehen. Diese ektodermalen Zellen schieben sich an der Seite des Neuralrohres herab und sind in ihrer Gestalt und Anordnung den ebenfalls noch indifferenten, freien Mesodermzellen ganz ähnlich, welche sich an der Seite des Neuralrohres emporschieben. Dieser Umstand erklärt es, dass wir diese beiden Zellcomplexe, sobald sie einmal einander dicht benachbart sind, nicht mehr scharf von einander abgrenzen können. Es liegen hier sonach dieselben Verhältnisse vor, wie im Gebiete des Vorderkopfes. Hier wie dort schieben sich die freien Mesodermzellen und die ektodermalen Zellen der Ganglienleiste neben einander vorbei, die einen in dorsalwärts, die anderen in ventralwärts gerichteter Wanderung und Vermehrung begriffen.

In diesem und den beiden vorhergehenden Stadien ist die Differenzirung der Myotome[1]) bereits in vollem Gange. Der einleitende Vorgang besteht in einer Abplattung der epithelialen Zellen der medialen, der Chorda zugewendeten Wand der axialen Mesodermflügel (Dorsalsegmente). Er beginnt an den vordersten Segmenten bereits im Stadium 30 und schreitet von da mit der weiteren Längenentwickelung des Keimes weiter caudalwärts fort. Im vorliegenden Stadium weisen die zuletzt angelegten, 5—6 hintersten Paare der 32—34 Segmente in ihrer medialen, einschichtigen, epithelialen Wand noch einen indifferenten Zustand auf. Die vorhergehenden Dorsalsegmente bilden bereits die Angiosklerotome aus und gleichzeitig gestalten sich die Zellen ihrer medialen Wände unter reger Vermehrung zu scheibenförmigen, abgeplatteten Gebilden, welche die ganze Länge und Breite der Myotome einnehmen. Die Membranen der Zellen sind leicht tingirbar. Zwischen den einzelnen Myotomen sowie an deren medialer Oberfläche wird von den Zellen eine structurlose Basalmembran — wohl eine Art Kittsubstanz — ausgeschieden, die namentlich dann deutlich in die Erscheinung tritt, wenn sich die Zellen unter dem Einfluss der conservirenden Agentien von dieser ebenfalls leicht färbbaren Membran zurückgezogen haben, geschrumpft sind. Diese Membran umgiebt auf Schnitten wie ein zarter Streifen das Myotom (vergl. Taf. LXXIV, Fig. 1). Die Kerne der abgeplatteten Zellen sind in reger Vermehrung begriffen und sammeln sich zunächst in deren basalen, der Chorda benachbarten Abschnitten an. In der Nachbarschaft der intersegmentalen Grenzen (der Myocommata) kommen nun in dem mit Dotterkörnchen beladenen Protoplasma der Muskelzellen die ersten Fibrillen zur Differenzirung. An Sagittalschnitten (vergl. Taf. LXXIV, Fig. 1) lassen sich diese feinsten Fäserchen noch nicht durch die ganze Länge des Myotomes verfolgen. Mit der Basalmembran stehen sie in innigem Zusammenhange. Auch die Fibrillen treten zuerst in den medialen Abschnitten der Zellen auf. Allmählich werden sie länger und durchziehen dann — gleichfalls zuerst in den medialen Zellabschnitten — die ganze Myotomlänge. Schliesslich werden sie auch in den lateralen, den Cutisplatten zugewendeten Zellabschnitten sichtbar. Sie nehmen die oberflächlichen Schichten der Zellen ein, in deren Mitte sich die Dotterplättchen und die zahlreichen, ganz abgeplatteten, sich wahrscheinlich amitotisch vermehrenden Kerne — letztere in mehreren Reihen — angesammelt haben. Auch diese Differenzirungsprocesse schreiten allmählich caudalwärts fort. Im Stadium 33 sind bereits in den vorderen 20 von den gesammten (ca. 32—34) Dorsalsegmenten Fibrillen nachweisbar — an den vordersten in grösserer Länge, an den hinteren eben in Differenzirung begriffen. Auch innerhalb der einzelnen Myotome setzt der Process nicht in allen Zellen zugleich ein, sondern zuerst in den mittleren Zellen, und erst etwas später in den dorsal- und ventralwärts benachbarten Gebieten.

So können wir also den ganzen Process der ersten Differenzirung der Myotome an einem und demselben Embryo verfolgen, und zwar in zweifacher Folge. An den einzelnen Segmenten selbst, in dem wir zuerst die dorsalen und ventralen, dann die mittleren Zellen der Myotome untersuchen — und an der Myotomreihe, die alle einzelnen Phasen des Processes in ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge darbietet. — In derselben Weise schreitet auch die Differenzirung der Chorda dorsalis allmählich caudalwärts fort. In ihren vordersten Abschnitten weist dieselbe bereits das bekannte wabenartige Aussehen auf. In den Zellen sind zahlreiche Vacuolen aufgetreten, die das Protoplasma peripherwärts verdrängen. Caudalwärts werden die Vacuolen kleiner und seltener, die geldrollenartige Anordnung der Chordazellen tritt in Erscheinung. Gegen die terminale Appositionszone hin nehmen die Zellen die unregelmässige Gestalt und Anordnung der noch indifferenten Elemente des Chordablastems an.

Die Chorda und die Myotome sind die in ihrer Differenzirung am weitesten vorgeschrittenen Organe des Embryos. Sie sind auch die widerstandsfähigsten Gebilde desselben. Man kann an den abgestorbenen

---

1) Ich bezeichne als Myotome nicht im Sinne RABL's das ganze Dorsalsegment nach Ablösung des Sklerotoms (die Hautmuskelplatte), sondern die mediale, muskelbildende Wand der Segmente, welche sich im vorliegenden Stadium noch nicht von den Seitenplatten (bezw. dem Gonotom und Nephrotom) abgelöst haben.

Embryonen alle übrigen Theile des Körpers in der bekannten Weise verquollen und zerstört finden — die Chorda und die Myotome bleiben lange Zeit hindurch geradezu prächtig erhalten.

Die beginnende Streckung des Körpers und die immer weiter vorgreifende Abschnürung des Kopfabschnittes haben in der eben beschriebenen Entwickelungsphase die äussere Gestaltung des Embryos erheblich beeinflusst. Die Abschnürung des Embryos wird durch das Vorgreifen der in regem intussusceptionellen Flächenwachsthum begriffenen entodermalen Grenzfalte, d. h. der vorderen und seitlichen Wandabschnitte der (Ur-)Darmhöhle bewirkt, welcher das Ektoderm allmählich, aber nicht in gleichem Maasse nachfolgt. Zwischen den beiden primären Keimblättern bleibt in der Concavität der entodermalen Grenzfalte eine Spalte, in der sich die Herzanlage entfaltet. — Mit der Grenzfalte wird die ventrale Wand des Kiemen- und Vorderdarmes gebildet und verlängert. Diese Wandabschnitte waren ursprünglich (z. B. Stadium 23) in einer Flucht mit der dorsalen Urdarmwand gelegen und gingen vorn und zu beiden Seiten, im Bereiche jener keilförmigen Ausladung des vorderen erweiterten Abschnittes der Urdarmhöhle (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 1, 2 ff.) in das oberflächliche Entodermfeld der Dotterzellenmasse über. Sie gehörten also scheinbar der Decke der Urdarmhöhle an, die sich im Bereiche jenes vorderen, erweiterten Abschnittes der Urdarmhöhle in flacher Wölbung über die Dotterzellenmasse spannte. Dieses Verhalten ist keineswegs als ein primäres, sondern als ein durch die Ansammlung der Dotterzellenmasse bedingter Zustand anzusehen. Dem ventral von der entodermalen Mundbucht gelegenen Abschnitt der Decke der Urdarmhöhle des *Ceratodus* — und das Gleiche gilt für die Amphibien und andere Holoblastier — entsprechen die vorderen und ventrolateralen Wandabschnitte etwa des vorderen Drittels der Darmhöhle der *Amphioxus*-Gastrula (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig 9 und 21, 10 und 22, 11 und 23), dem an der Oberfläche der Dotterzellenmasse frei liegenden Entodermfelde die ventrale Darmwand des mittleren und caudalen Rumpfdrittels des *Amphioxus*. Die Ansammlung der Dotterzellenmasse hatte also nicht nur eine erhebliche Vorwölbung (nach innen), sondern auch eine erhebliche Verbreiterung des ventralen Entodermfeldes zur Folge, wodurch die nachbarlichen, seitlichen und vorderen Abschnitte des letzteren gewissermaassen auseinandergedrängt wurden. Sie gehören nun der Decke der durch die Dotterzellenmasse zu einem concav-convexen Spalt eingeengten Urdarmhöhle an. Die Gastrula erscheint also durch die Ansammlung der Dotterzellenmasse nicht so sehr in ihrer Längenausdehnung als vielmehr in ihren transversalen Durchmessern vergrössert — wie wir gesehen haben, wird sie durch die Dotterzellenansammlung in ihrer weiteren Längenentwickelung sogar erheblich behindert. Der Boden, die ventrale Wand der Urdarmhöhle, die beim *Amphioxus* von einem hohen einschichtigen Epithel gebildet wird, welches dem Ektoderm unmittelbar anliegt, wird bei *Ceratodus* von der breiten, annähernd biconvex begrenzten, nach innen mit stärkerer Krümmung vortretenden Dotterzellenmasse eingenommen. Das ventrale Entoderm des vorderen Körperdrittels, welches beim *Amphioxus* annähernd parallel mit der dorsalen Urdarmwand verläuft und vorn in der Wölbung des vorderen Darmendes in diese übergeht (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 10—13), wurde bei *Ceratodus* durch die Ansammlung der Dotterzellenmasse derart nach vorn geschoben, dass es in die flache Wölbung der dorsalen Darmwand eingefügt erscheint. Diese Verlagerung wird nun durch die sogenannte Abschnürung des vorderen Körperendes wieder ausgeglichen, wodurch die ventrale Wand des Kiemendarmes gebildet wird. Die eigentliche Bedeutung dieses Abschnürungsprozesses, bezw. des raschen intussusceptionellen Wachsthums der vorderen ventralen Abschnitte der beiden primären Keimblätter besteht aber darin, dass zunächst das Entoderm der Grenzfalte vicariirend für das abortiv gewordene Ektodermfeld der Dotterzellenmasse eintritt und diese zu ersetzen bestimmt ist. So sehen wir denn die entodermale Grenzfalte immer weiter gegen die Körpermitte zu vordringen und sich, namentlich in den späteren Stadien, zur ventralen Wand des Kiemen- und Vorderdarmes zur Anlage der Leber, der ventralen Bauchspeicheldrüsen und der Gallenblase entfalten. Alle diese Gebilde nehmen aus dem in frühen Entwickelungsstadien (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 5—8) ganz unscheinbaren, zwischen der inneren Mundbucht und der Dotterzellenmasse gelegenen, epithelialen Entodermabschnitt

ihren Ursprung. In der Mitte des Körpers wird das abortiv gewordene Entodermfeld der Dotterzellenmasse, welches zugleich mit der letzteren seinen Dotterinhalt gewissermaassen selbst verarbeitet und dann resorbirt wird, von der Dorsalseite her ergänzt (siehe NEUMAYR 1904). — Jener Spalt zwischen der epithelialen Wand der Grenzfalte und dem Entodermfeld der Dotterzellenmasse, das sogenannte ventrale Darmlumen, ist also ein vorderer, ventraler Abschnitt der Urdarmhöhle, der durch den vortretenden Wulst der Dotterzellenmasse von unten her eingeengt worden ist. Würde die Dotterzellenmasse wie beim *Amphioxus* fehlen — dann käme der Urdarmhöhle eine viel grössere Ausdehnung zu, und das ventrale Darmlumen würde eben einen vorderen, ventralen, nicht weiter abgrenzbaren Theil dieser geräumigen Cavität bilden. — Es erscheint daher keineswegs gerechtfertigt, diesen Spalt, das ventrale Darmlumen — wie dies fast allgemein üblich ist — bei Holoblastiern direct als Leberbucht zu bezeichnen. Er entspricht mutatis mutandis der Spalte zwischen der vorderen Darmpforte und der Dottermasse meroblastischer Anamnier (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 31), die meines Wissens noch niemand als Leberbucht bezeichnet hat. Die Leber nimmt doch, wie insbesondere NEUMAYR (1904) für *Ceratodus* gezeigt hat, aus einem ganz circumscripten Abschnitte der vorderen epithelialen Wand des ventralen Darmlumens ihren Ursprung, ebenso wie die benachbarten ventralen Pancreasanlagen und die Gallenblase.

In den eben besprochenen Entwickelungsstadien nimmt vor allem die Bildung des Endocardiums unser Interesse in Anspruch. Es hat sich gezeigt, dass das Endocardium nicht an Ort und Stelle entsteht, dass weder das Entoderm, noch die Splanchnopleura der Seitenplatten an dessen Aufbau betheiligt sind — sondern dass dasselbe von Zellen gebildet wird, die sich von der caudalen und cranialen Seite her in das Gebiet der entodermalen Grenzfalte bezw. der Pericardialsäcke vorschieben. Diese Zellen stammen von der dorsalen und der ventralen Randzone der Mesodermflügel, dorsal von deren medialsten, zuletzt abgeschnürten Abschnitten. Diese sind im segmentirten Körpergebiete metamer angeordnet und bilden die Angiosklerotome, im unsegmentirten Kopfgebiete hingegen sind sie einheitlich, ungegliedert. Die durch die Auflösung dieser dorsalen Mesodermabschnitte entstehenden freien Mesodermzellen breiten sich zum Unterschiede vom typischen Verhalten der axialen Mesodermflügel nicht in geschlossener Schichte, sondern in ganz lockerer Anordnung zwischen den primären Keimblättern und deren Derivaten aus. Wie im nächsten Capitel gezeigt wird, gehen aus diesen im ganzen Körper sich verbreitenden freien Mesodermzellen die Binde- und Stützsubstanzen, sowie die zugehörigen Abschnitte des Gefässsystemes hervor. Es wurde daher vorgeschlagen, den ganzen, von den dorsomedianen Abschnitten der Mesodermflügel stammenden Complex freier Mesodermzellen als Angioskleroblastem, die Sklerotome als Angiosklerotome zu bezeichnen. In bestimmten, wohl durch Auslese gezüchteten und in der Peripherie vielfach variirenden Bahnen bilden die freien Mesodermzellen die Gefässwandungen; in deren unmittelbarer Umgebung findet ebenfalls unter dem Einflusse gewisser Correlationen eine Differenzirung derselben in die verschiedenen Formen der Stütz- und Bindesubstanzen statt. Der für die Erhaltung des Lebens, insbesondere die Ernährung und Athmung so ausserordentlich wichtige Gefässapparat wird zuerst angelegt. Am frühesten macht sich nun diese Differenzirung der freien Mesodermzellen am Endocardium bemerkbar, dessen vorderer Abschnitt von den ventralsten Elementen jener Gruppe freier Mesodermzellen gebildet wird, die sich (schon in frühen Entwickelungsstadien, Stadium 26ff.) hinter den Augenblasen von den dorsomedianen, der Hirnwand anliegenden Abschnitten des Mesodermflügel losgelöst und durch das Gebiet der Mandibularbögen ventralwärts gegen die Concavität der entodermalen Grenzfalte ausgebreitet haben. Erst in der letzten Entwickelungsphase treffen mit diesen Zellen die durch die Hyoidbögen vorgedrungenen freien Mesodermzellen ventral von den ersten Schlundtaschen zusammen. Diese Zellen stammen von den vor den Hörbläschen aufgetretenen Gruppen freier Mesodermzellen.

An der Bildung des Endocardiums betheiligen sich, wie gesagt, nur die ventralsten Ausläufer dieses Zellcomplexes (Angioskleroblastems). Dieses umgiebt in den Visceralbögen mantelförmig die durch die Schlund-

taschen von einander getrennten, zum Theil hohlen axialen Mesodermstränge. In den Visceralbögen differenzirt sich eine verhältnissmässig geringe Anzahl freier Mesodermzellen in bestimmten Bahnen und im unmittelbaren Anschlusse an das Endocardium, bezw. der Gefässwand des Truncus arteriosus zu den Vasothelien der Arterienbögen. Der grösste Theil derselben bildet die mächtigen Knorpelanlagen und die bindegewebigen Apparate, während sich die axialen Mesodermstränge ausschliesslich in Muskelzellen umwandeln. Aber auch jene ventralen, an der Bildung des Endocardiums betheiligten Ausläufer dieses Zellcomplexes, des Angioskleroblastems, haben sich eine vielseitige Differenzirungsfähigkeit bewahrt. Wie noch in einem späteren Capitel gezeigt werden wird, treten an bestimmten Stellen aus dem epithelialen Verbande des Endocardiums Tochterzellen aus, welche sich zu den bindegewebigen Klappenapparaten des distalen Bulbusendes differenziren.

In der Concavität der entodermalen Grenzfalte, zwischen dieser und den ventromedian vereinigten vordersten Seitenplattenabschnitten, den Pericardialsäcken, treffen nun die vom Vorderkopfe her vorgedrungenen Ausläufer des Angioskleroblastems auf die Abkömmlinge jener ventralen Randstreifen der Mesodermflügel. Letztere reichen nicht so weit nach vorn, wie das Angioskleroblastem, welches sich über das gesammte axiale Mesoderm erstreckt. Die sich verdickenden Randstreifen der Mesodermflügel sind auf das vom hinteren Abschnitt des ursprünglich einheitlichen dorsalen, axialen Keimbezirkes gebildete Mesoderm beschränkt, von dem sich schon beim Beginne der Längenentwickelung jener vordere, rein axiale Abschnitt abgelöst hat (vergl. Schema der Fig. 3). Dieser hintere Abschnitt der dorsalen Wachsthumszone apponirt zugleich mit dem an ihn unmittelbar anschliessenden peristomalen Mesodermkeim nach vorn zu die Mesodermflügel, die daher in dem ganzen zugehörigen — wahrscheinlich den ganzen segmentirten Körperabschnitt umfassenden — Gebiete eine peristomal entstandene Randzone besitzen. Diese Randzone reicht nur bis an das Gebiet jener intermediären, zuerst frei gewordenen Zone der Axengebilde (vergl. p. 674, Fig. 3), welche wahrscheinlich im Grenzgebiete zwischen dem segmentirten und unsegmentirten Körperabschnitte liegt. Die Pericardialsäcke, die vordersten Abschnitte der axial entstandenen Seitenplatten werden zum grössten Theile von der vorderen Wachsthumszone des Kopfes (des unsegmentirten Körperabschnittes) geliefert und bilden selbst die ventrale Begrenzung der axialen Mesodermflügel. Das vordere Ende der peristomal entstandenen ventralen Randstreifen dürfte noch dem Pericardialgebiete der Seitenplatten angehören und von diesem allmählich überwachsen werden. — Die ventralen Randstreifen sind ebenso wie die Seitenplatten als selbständige Mesodermabschnitte zu betrachten. Die Differenzirung derselben beginnt an deren vorderen Enden, welche zuerst apponirt werden und somit deren älteste Abschnitte bilden. Erst allmählich greift dieser Process auf die weiter caudal gelegenen Abschnitte über, die bei der Entfaltung der in den seitlichen und ventralen Urmundabschnitten gelegenen peristomalen Mesodermkeime eine erhebliche Vergrösserung erfahren. Von jenen vorderen Enden lösen sich bereits im Stadium 31 die ersten freien Mesodermzellen los und schieben sich zwischen der Splanchnopleura und dem Entoderm gegen die Concavität der entodermalen Grenzfalte vor, woselbst sie auf die von vorn her vorgedrungenen freien Mesodermzellen treffen und sich mit ihnen zur Bildung des Endocardiums vereinigen. Die Richtungen dieser Zellbewegung und Ausbreitung ist im umstehenden Schema Textfig. 169b mit Pfeilen angegeben (ausgezogene Linien, gegen die Concavität der Grenzfalte weisend). Nach vollzogener Vereinigung lassen sich die von der ventralen und dorsalen Randzone der Mesodermflügel stammenden freien Mesodermzellen (Endocardzellen) nicht mehr von einander sondern. Immerhin kann angegeben werden, dass der grösste Theil des Endocardiums, vor allem derjenige der Kammer- und Vorkammerabtheilung des Herzens, die Wand des Sinus venosus und der Venenschenkel, von den Abkömmlingen der ventralen Randstreifen geliefert wird. Auch diese Zellen haben, ebenso wie jene im distalen Bulbusende, die Fähigkeit, nachdem sie sich bereits in einen epithelialen Verband eingeordnet haben, die bindegewebigen Elemente des Klappenapparates zu produciren. Der weitaus grösste Theil der ventralen Randstreifen liefert, wie im nächsten Capitel gezeigt werden wird, die Blutzellen und die Wandung des Dotter-

gefässnetzes. Es wurde daher für den verdickten, die Seitenplatten ventral begrenzenden Randstreifen der Mesodermflügel die Bezeichnung Angiohämoblastem vorgeschlagen (1908).

Es hat sich also gezeigt, dass das Endocardium keine selbständige, isolirte, autochthon entstandene Bildung ist, sondern erst durch die Vereinigung der periphersten Elemente zweier Zellcomplexe entsteht, des Angioklero- und Angiohämoblastems, die in ihrer ganzen Ausdehnung, so zu sagen auf der ganzen Linie im Stande sind, Gefässzellen zu differenziren. Das Endocardium nimmt also bei seiner ersten Anlage keinerlei Sonderstellung ein. Erst bei seiner weiteren Ausgestaltung treten gewisse Unterschiede mit den übrigen Abschnitten zu Tage, die bei der Behandlung der späteren Entwickelungsstadien eingehend zu besprechen sein werden.

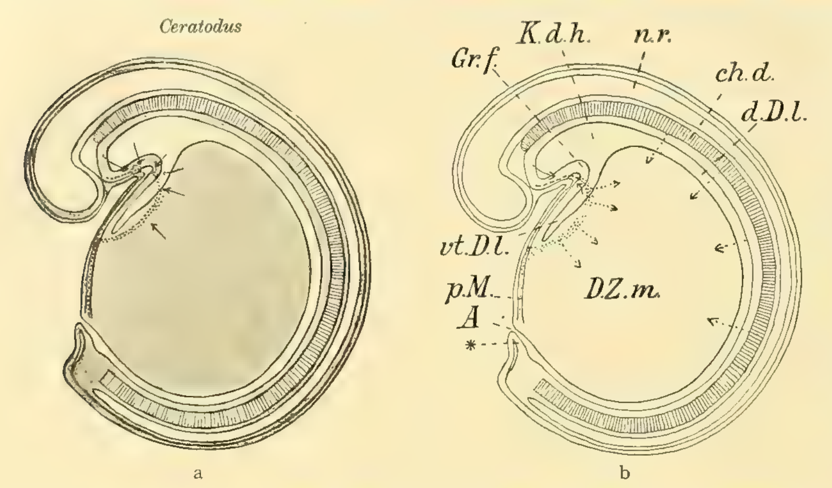


Fig. 169a und b. Medianschnitte durch *Ceratodus*-Embryonen (Stadium 31). Freier, ventrolateraler Rand der Mesodermflügel punktirt, ventrale peristomal entstandene Randzone als punktirtes Feld eingetragen. — Die Pfeile im Schema a sollen die allgemeine Ausbreitung der Mesodermflügel andeuten. Im Schema b geben die gegen die entodermale Grenzfalte weisenden Pfeile die Herkunft bezw. das Vordringen der Endocardzellen an, die übrigen punktirten Pfeile sollen die Ausbreitung der dem Angiohämoblastem (ventral) und dem Angioskleroblastem (dorsal) angehörigen freien Mesodermzellen veranschaulichen (vergl. Capitel IV).

Hinsichtlich der Herkunft des Endocardiums zeigen die Amphibien dieselben Verhältnisse wie *Ceratodus*. Es wurde oben für *Triton* gezeigt (vergl. Textfig. 166, 167), dass das Endocardium zum grössten Theile von den verdickten ventralen Randstreifen der Mesodermflügel gebildet wird, welche deren Seitenplattenbezirk ventral begrenzen und peristomalen Ursprunges sind. Nur ein kleiner, vorderer Abschnitt des Endocardiums wird ebenso wie die Wand des Truncus arteriosus und der Arterienbögen von freien Mesodermzellen gebildet, die vom Vorderkopfe her gegen die entodermale Grenzfalte vorgedrungen sind. Die Seitenplatten betheiligen sich auch bei den Amphibien nicht an der Bildung des Endocardiums. Es liess sich besonders für *Triton* in deutlicher Weise zeigen, wie die in der Concavität der Grenzfalte von beiden Seiten her sich vorschiebenden Pericardialsäcke die von den vorderen Enden der verdickten Randstreifen abgelösten Zellen des Endocardiums überlagern, die gleichfalls der Concavität der entodermalen Grenzfalte zustreben. Die Richtung dieser Zellbewegungen ist in dem nebenstehenden Schema angedeutet. Die ventralen Randstreifen sind bei *Triton* im Stadium der maximalen Zusammenkrümmung in Folge der dadurch bedingten Verkürzung der Ventralseite schon von vornherein der Grenzfalte etwas näher als bei *Ceratodus*.

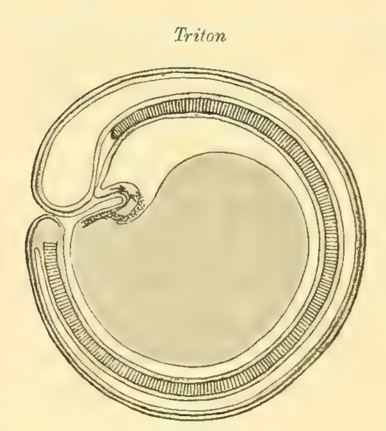


Fig. 170.

Die Bildung des Endocardiums der Amphibien ist bekanntlich von den zahlreichen Untersuchern nicht in übereinstimmender Weise dargestellt worden. In letzterer Zeit wurden die fraglichen Vorgänge bei *Triton* von MUTHMANN (1904) beschrieben, dessen Ausführungen ich in mancher Hinsicht nicht beipflichten kann. MUTHMANN schickt seinen Angaben über die Entwickelung des Endocardiums einige Bemerkungen über die Gestaltung des vorderen Urdarmabschnittes, speciell über die Bildung der sogenannten Grenzfalte voraus, die bei *Triton* in

derselben Weise entsteht wie bei *Ceratodus*. Diese Falte scheidet die Anlage der entodermalen Mundbucht vom ventralen Darmlumen. Letzteres bezeichnet MUTHMANN als Leberbucht, und den in späteren Stadien etwas verengten Eingang zu dem ventralen Darmlumen gar als Lebergang. MUTHMANN lässt ferner in einem Stadium mit 3 Schlundtaschen (vergl. Fig. 11) die entodermale Grenzfalte seitlich in die Furchen zwischen den beiden ersten Schlundtaschen auslaufen. Gewiss laufen diese Furchen ventralwärts in die Grenzfalte aus, die aber, wie MUTHMANN's Fig. 1 ganz deutlich erkennen lässt — gemäss meiner obigen Darstellung — eine Abschnürungsfurche des vorderen Darmabschnittes darstellt. Es ist nur eine logische Consequenz der eben erörterten Auffassung MUTHMANN's über das Wesen der Grenzfalte, wenn er die in deren Bereiche ventralwärts vordringenden Pericardialsäcke als Abschnitte der Hyoidbögen bezeichnet (p. 21). Als Hyoidbogen kann doch nur der zwischen den beiden vorderen Schlundtaschen gelegene und durch diese isolirte Abschnitt der axialen Mesodermflügel bezeichnet werden. Die Pericardialsäcke sind vielmehr die vordersten Seitenplattenabschnitte, welche ventral von den Durchbruchstellen der Schlundtaschen und im Gebiete der Grenzfalte gelegen sind und im Bereiche der letzteren die Randabschnitte der Mesodermflügel darstellen. Mit den muskelbildenden axialen Mesodermsträngen der Visceralbögen hängen sie in frühen Stadien unmittelbar zusammen, niemals schliesst aber der „Hyoidbogen mit seinen beiden Blättern den Pericardialhohlraum ein" (p. 21). Zwischen der Splanchnopleura und dem Entoderm fand MUTHMANN in diesem Stadium einige freie Zellen „weder mit dem einen noch mit dem anderen zusammenhängend" (p. 21). Dies ist vollkommen richtig. Unbewiesen ist aber der folgende Satz geblieben: „Sie stammen bei *Triton* in dieser Region vom Mesoderm und lösen sich in loco von ihnen ab" (p. 22). Bemerkenswerth ist die Angabe auf p. 25: „Schon in diesem Stadium haben sich von einem Zellstreifen der Splanchnopleura, welcher an die mediale Kante derselben angrenzt, Zellen abgelöst, welche sich durch Theilung vermehren und innerhalb des beschriebenen Raumes in der Mittelebene zusammenschliessen, bevor die beiden Hyoidbögen einander berühren." Dies weist darauf hin, dass MUTHMANN auch Bilder gesehen hat, die dem von mir in Textfig. 166 abgezeichneten Schnitte entsprechen. Jener Zellenstreifen ist nichts anderes als das vordere Ende des von den Seitenplatten überwachsenen ventralen Randstreifens. Auch ich kann MUTHMANN's Beobachtung bestätigen, dass „die Endocardzellen sich vor ihrer Vereinigung zu zwei neben einander liegenden Herzzellensträngen ordnen, so dass man dann eine doppelte Herzanlage erkennen kann" (p. 32). Allerdings bin ich nicht der Ansicht, dass die Herzzellen von den Hyoidbögen geliefert werden. Die durch den Hyoidbogen sich ventralwärts vorschiebenden freien Mesodermzellen nehmen wohl nur an der Bildung des cranialen Truncusastes sowie der zweiten Arterienbögen Antheil.

In der Kritik der Angaben BRACHET's (1898) kann ich MUTHMANN vollkommen zustimmen. Das Entoderm ist bei *Triton* an der Bildung des Endocardiums vollkommen unbetheiligt.

Ueber die Herkunft des Endocardiums bei *Salamandra mac.* spricht sich bekanntlich RABL (1887) mit einiger Reserve aus. Er vermochte diese Frage an dem ihm zur Verfügung stehenden Material nicht mit Sicherheit zu lösen und hält es für möglich, dass das Entoderm an der Bildung des Endocardiums betheiligt ist. Doch hebt RABL (p. 268) ausdrücklich hervor: „Ich habe namentlich nicht das Geringste finden können, was auf einen Zusammenhang des Endothelsäckchens mit dem Mesoderm der Seitenplatten zu beziehen gewesen wäre." Diesen negativen Befund RABL's kann auch ich mit aller Sicherheit bestätigen. Untersuchungen an quer und frontal geführten Schnitten durch Embryonen, die mit Sublimateisessig fixirt worden waren, haben ergeben, dass auch beim Salamander die Zellen des Endocardiums — so wie bei *Ceratodus* — von der cranialen und caudalen Seite her sich ins Gebiet der Grenzfalte vorschieben. Sie stammen zum grössten Theile vom vorderen Ende des verdickten ventralen Randstreifens der axialen Mesodermflügel, welcher in Folge der frühzeitigen Streckung des Embryos eine ansehnliche Längenausdehnung besitzt, und sich daher auch nicht so erheblich verdickt wie bei *Triton* (vergl. Textfig. 171). — Wie auch RABL gesehen und abgebildet hat, lässt sich beim Salamander die Sonderung der centralen Mesodermstränge der Visceralbögen von den sie umgebenden freien Mesoderm-

zellen sehr exact durchführen. Beide Schichten sind stets scharf von einander gesondert, die Zellen der axialen Stränge sind viel reicher an Dotterplättchen als die freien, dicht an einander gedrängten Mesodermzellen. Dieses Verhalten haben übrigens bereits SCOTT und OSBORNE (1879) für *Triton taen.* festgestellt (vergl. Taf. 21, Fig. 11, 15). Die axialen Mesodermstränge der vorderen Visceralbögen werden auch bei *Salamandra mac.* von centralen Hohlräumen durchzogen, sind also eigentlich rohrförmig gestaltet. Diese Hohlräume stehen ventral mit dem vordersten Cölomabschnitte, der Pericardialhöhle in offener Communication. Dies ergiebt sich ja aus der ursprünglichen Einheitlichkeit der Mesodermflügel von selbst. Dass die Pericardialhöhle anfangs aus zwei getrennten Hälften besteht, ist sicher; ob sie aber, wie RABL weiterhin angiebt, „aus der Vereinigung der ventralen Theile der Hyoidhöhlen mit den darauf folgenden Kiemenbogenhöhlen hervorgeht“ (p. 259), möchte ich bezweifeln. Wie für *Ceratodus* noch eingehender gezeigt werden wird, sind die axialen Mesodermstränge der Visceralbögen zu ganz anderen Leistungen bestimmt, als die ventral unmittelbar an sie anschliessenden vorderen Seitenplattenabschnitte. Die nur kurze Zeit bestehenden Lumina der axialen Mesodermstränge sind keineswegs Abschnitte des Cöloms. Die axialen Mesodermstränge der vorderen Visceralbögen gehören einer mittleren Zone der Mesodermflügel an, die beim Durchbruche der Schlundtaschen in einzelne branchiomere Stränge gesondert wird und ventral in den einheitlich gebliebenen Seitenplattenabschnitt übergeht. Das axiale Mesoderm der vorderen Visceralbögen reicht nur so weit, wie die zwischen ihnen gelegenen Schlundtaschen. Es liefert ausschliesslich die Musculatur der Visceralbögen, deren Gefässe und Knorpel von den freien Mesodermzellen gebildet werden. Der Seitenplattenbezirk reicht, wie auch RABL angegeben hat, nach vorn zu nicht über das Gebiet der Hyoidbögen bezw. der ersten Schlundtaschen hinaus. Der ventral von den Durchbruchstellen der ersten Schlundtaschen gelegene Randabschnitt der axialen Mesodermflügel entfaltet sich zur ventralen Trigeminusmusculatur. — Es vereinigen sich also nicht „die beiden Hälften des Hyoidbogens mit einander“ (p. 258), sondern die an die beiden Hyoidbögen angrenzenden ventralen Seitenplattenabschnitte, es findet ferner „die Pericardialhöhle“ nicht „im Hyoidbogen“, sondern ventral von den Hyoidbögen „ihr vorderes Ende“ (p. 264). Die Pericardialhöhle gehört dem Seitenplattenabschnitte der Mesodermflügel an und entsteht nicht durch die Vereinigung von Visceralbögenhöhlen.

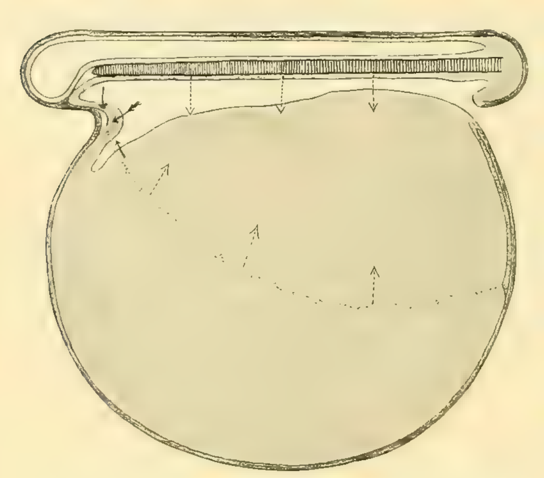


Fig. 171. Medianer Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Salamandra maculata*; gefiederter Pfeil: Richtung des Vordringens der Seitenplatten (Pericardialsäcke), die übrigen Pfeile wie in Fig. 169b.

Ueber die Entstehung des Endocardiums bei ***Megalobatrachus max.*** hat in jüngster Zeit Frl. DE ROOY (1907) berichtet. Es sollen „ausgeschiedene Splanchnopleurazellen sein, die sich später an einander legen und das Endothelrohr des Herzens bilden“ (p. 7). „Beweisende Kernspindeln habe ich in meinen Schnitten nicht nachweisen können, aber die ganz scharf ausgeprägte Gestalt der Zellen, die bisweilen noch halb im Mesoderm liegen, zeigt, dass sie zweifelsohne nicht von den epithelialen Entodermzellen herstammen können.“ Die abgebildeten Schnitte lassen zum Theil eine ganz scharfe Grenze zwischen den Pericardialsäcken und den freien Mesodermzellen (Herzzellen) erkennen (z. B. Fig. 3, 7), andere sind Flachschnitte durch die Splanchnopleura, die ebenso wie die entodermale Grenzfalte sowohl in sagittaler wie in transversaler Richtung gekrümmt ist. Es treffen daher in jeder Serie nur wenige Schnitte an bestimmten Stellen die Splanchnopleura quer und lassen die rein nachbarlichen Beziehungen derselben zu den Herzzellen deutlich erkennen. Das seltene Untersuchungsmaterial, welches Frl. DE ROOY zur Verfügung stand, war offenbar nicht ausreichend, um die Herkunft der

Zellen des Endocardiums in den jüngeren Entwickelungsstadien zu zeigen. Auch bei *Megalobatrachus* scheinen sich die in ganz ähnlicher Weise wie bei *Salamandra mac.* angeordneten ventralen Randstreifen der Mesodermflügel, das Angiohämoblastem, von der Dotterzellenmasse ebenso deutlich abgrenzen zu lassen wie z. B. bei *Ceratodus* (vergl. Fig. 25, 27).

SCHWINK (90, 91) hat für *Triton* und *Salamandra* den Nachweis erbracht, dass weder die Zellen der entodermalen Grenzfalte, noch jene der Splanchnopleura an der Bildung des Endocardiums betheiligt sind. Die Elemente des letzteren sollten sich von der caudalen Seite her gegen das Innere der Grenzfalte vorschieben. Diese Zellen sollen vom Dotterentoderm stammen, und zwar von derjenigen Stelle, wo der „epitheliale Darmentoblast" in die Dotterzellenmasse übergeht. Es ist also SCHWINK offenbar nicht gelungen, jene verdickten ventralen Randstreifen der Mesodermflügel von der Dotterzellenmasse abzugrenzen, der sie allerdings ganz dicht angelagert sind. Es wurde oben darauf hingewiesen, dass speciell bei *Triton* die erheblich verkürzten Randstreifen der Mesodermflügel tief in die Dotterzellenmasse eingegraben erscheinen.

Frl. K. MARCINOWSKY (1908) klärt ebenso wie MUTHMANN den Irrthum BRACHET's auf und weist darauf hin, dass bei *Siredon*-Embryonen mit 10—11 Urwirbeln die ventromediane Darmwand eine auf kurze Strecke (im Bereiche der entodermalen Grenzfalte) unterbrochene Längsleiste bildet, die als Entoblastkiel der Thyreoidenanlage und als Leberanlage bezeichnet werden. Erstere brachte BRACHET in Beziehung zur Herzanlage. Von einer Leberanlage kann bei so jungen Embryonen wohl noch nicht gesprochen werden. Es handelt sich vielmehr um den zwischen den sich frühzeitig verdickenden Randstreifen der Mesodermflügel gelegenen Abschnitt der vorderen Wand des ventralen Darmlumens. — In der Concavität der entodermalen Grenzfalte sollen sich nach MUTHMANN's Angaben von den medialen Wandabschnitten der Pericardialsäcke „genauer von demjenigen Theile, der dem späteren ventralen Mesenterium, resp. seiner Umbiegung in die Splanchnopleura entspricht" (p. 48), die Zellen des Endocardiums als freie Mesenchymzellen ablösen. Ihr Ursprungsgebiet ist also das vordere Ende des „ventromedianen Mesoblastbezirkes" (p. 41). Die angeführten Belege für die Auffassung (Taf. 3, Fig. 10, 11) lassen nur erkennen, dass zwischen den ventromedianen Abschnitten der Pericardialsäcke, ihnen zum Theil dicht angelagert, sich spindelförmige oder verästelte Zellen befinden. Solche freie Mesodermzellen finden sich auch ganz isolirt zwischen der Splanchnopleura und dem Entoderm vor (Fig. 13). Da und dort erscheinen die in einem epithelialen Verbande stehenden Zellen der Pericardialsäcke durch Spalten von einander getrennt, die wohl als Artefacte anzusehen sind. In ähnlicher Weise ist auch die Fig. 39, Taf. 5 zu beurtheilen, auf welche Frl. MARCINOWSKY grossen Werth zu legen scheint. Soll doch diese Abbildung beweisen, „dass auch noch in späteren Stadien (mit 20 Urwirbeln) von der Splanchnopleura Zellmaterial an das Endocardium abgegeben wird". Ich sehe in dieser Abbildung auf der linken Seite die Endocardzellen in einer den natürlichen Verhältnissen sicherlich entsprechenden Weise der epithelialen Splanchnopleura angelagert, auf der anderen Seite durch einen wohl durch die Präparation entstandenen Spaltraum von ihr abgehoben. Wie sich die fragliche, an der Grenze der abgehobenen Partie gelegenen Endocardzelle zur Splanchnopleura verhält, ist aus der Abbildung nicht mit Sicherheit zu ersehen, da die Zellgrenzen nicht dargestellt sind. Gerade in diesem Gebiete ist zwischen Continuität und Contiguität scharf zu unterscheiden. An den wenigen mir zur Verfügung stehenden Embryonen von *Siredon* habe ich mich keineswegs davon überzeugen können, dass sich die Splanchnopleura an der Bildung des Endocardiums betheilige.

MOLLIER (1906) vertritt im HERTWIG'schen Handbuche (p. 1021 ff.) die Ansicht, dass das Endocardium bei den Urodelen, speciell bei *Triton* von den Elementen der Leibeshöhlenwand geliefert werde. Selbst die Arteria mandibularis, der erste Arterienbogen, soll noch von den aus der Splanchnopleura stammenden Gefässzellen gebildet werden, eine Angabe, die speciell für *Triton* unhaltbar ist. Dass in der Concavität der entodermalen Grenzfalte aus dem Verbande der Splanchnopleura Zellen in die Anlage des Endocardiums eintreten, muss ich

sowohl für *Triton alp.* wie für *Triton taen.* auf das entschiedenste bestreiten. Ueber die Entstehung und Ausbreitung der freien Mesodermzellen im Vorderkopfgebiete vermissen wir in MOLLIER's Darstellung jegliche Angabe. — Die Deutung und Schilderung der Befunde am ventralen Randstreifen der Mesodermflügel (Angiohämoblastem), woselbst die Bildungsstätte der Gefäss- und Blutzellen sich in unmittelbarer Nachbarschaft der Seitenplatten befindet und dieselbe ventral begrenzt, richtet sich in erster Linie nach der Beurtheilung der Beziehungen zwischen den axialen und peristomalen Mesodermabschnitten, die mit den von MOLLIER ganz willkürlich als ventrales und dorsales Mesoderm bezeichneten Abschnitten keineswegs identisch sind. Diese beiden Abschnitte sollen etwas dorsal vom grössten Umfange der Dotterzellenmasse in einander übergehen (vergl. Textfig. 725 ×) und sich dadurch von einander unterscheiden, dass der dorsale in die beiden Lamellen der Seitenplatten gesondert erscheint, der ventrale nicht. Letzterer soll vom ventralen und seitlichen Urmundrande ausgehen, wobei es MOLLIER unentschieden lässt, ob er ausschliesslich vom Urmundrande gebildet wird, oder ob sich an seiner Bildung auch der zellige Dotter in der Umgebung des Urmundes betheiligt (p. 1056). Bei dieser Angabe nimmt MOLLIER gar keine Rücksicht auf die Entstehung und Ausbreitung des axialen Mesoblasts sowie auf dessen Beziehungen zum peristomalen Mesoderm. Es ist vollkommen ausgeschlossen, dass der ganze von MOLLIER als ventrales Mesoderm bezeichnete Abschnitt der Mesodermflügel peristomalen Ursprunges ist. Die in den Figg. 725, 728, 733, 734 mit einem × bezeichnete Grenze entspricht lediglich der Stelle, an welcher die auch bei *Ceratodus* solide angelegten Mesodermflügel im Begriffe sind, sich in zwei Lamellen zu sondern. Es ist dies gewissermaassen die Differenzirungsgrenze der Seitenplatten, die allmählich immer weiter ventralwärts rückt und gar keine weitere morphologische Bedeutung hat. Würde das Mesoderm auch bei *Triton* im Sinne der Cölomtheorie gleich von vornherein, so wie beim *Amphioxus*, als geöffnete Falte angelegt werden, dann würde eine solche Grenze überhaupt nicht existiren. Hält man den ventralen, sich verdickenden Randstreifen der Mesodermflügel das Angiohämoblastem, für einen Abschnitt der Seitenplatten, dann erscheint die Angabe, dass die sich von demselben lösenden, freien Mesodermzellen von den Seitenplatten abgegeben werde, verständlich. Dabei ist jedoch zu bedenken, dass dieser peristomal entstandene Randstreifen nicht bis an die Concavität der entodermalen Grenzfalte heranreicht und dass in dieser Region die einschichtige, epitheliale Wand der Pericardialsäcke den ventralen Rand der Mesodermflügel bildet. — Von diesen Wandabschnitten werden keine Gefässzellen abgegeben, dieselben rücken zugleich mit den unter ihnen sich ausbreitenden freien Mesodermzellen ventromedianwärts in den Faltenraum vor. Die Splanchnopleura der Pericardialsäcke liefert ausschliesslich den sogenannten myoepicardialen Mantel des Herzschlauches.

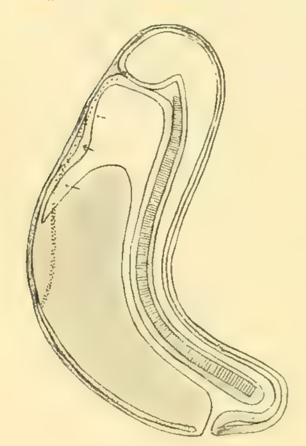


Fig. 172.

Wenn wir die Befunde bei den Anuren (*Bombinator*, *Bufo*) zum Vergleiche heranziehen, so müssen wir uns vor allem vergegenwärtigen, dass sich bei diesen Formen der Embryo zur Zeit der Anlage des Herzens im Stadium der maximalen Ueberstreckung befindet (vergl. Textfig. 172, *Bombinator*), oder doch wenigstens vollkommen gestreckt ist (*Rana*, *Bufo*). Es bieten sich daher ganz andere Verhältnisse dar als z. B. bei *Triton*, dessen Schwanzknospe sich in dieser Entwickelungsphase an der Seite des Vorderkopfes vorbeischiebt (vergl. Textfig. 170). Dieses Verhalten der Körperaxe sowie die ganze Anordnung der Dotterzellenmasse bedingen es, dass bei Anuren die entodermale Grenzfalte bei weitem nicht so eng geschlossen (*Bufo*) oder kaum vorhanden ist (*Bombinator*, Textfig. 172). In Folge des geringen Querdurchmessers der Dotterzellenmasse zeigen auch die ventralen Ränder des Mesodermflügels nicht einen so weiten Ausschnitt, wie z. B. bei *Ceratodus* oder *Salamandra* (vergl. Textfig. 169 und 171), sondern erreichen schon frühzeitig die Mittelebene. Ihre ventrale Verdickung reicht scheinbar etwas weiter cranialwärts vor, als bei *Ceratodus*. Sie vertheilt sich der Ueberstreckung entsprechend auf eine

grössere Längenausdehnung. Möglicher Weise kommen in ihrem intussusceptionellen Wachsthum auch Variationen vor. Schon frühzeitig beginnen sich die ventralen Randzonen, welche kein so festes Gefüge aufweisen, wie bei *Ceratodus* und den Urodelen, zu proliferiren. Es lösen sich von ihnen freie Mesodermzellen los, die sich medial und cranialwärts vorschieben, wobei sie von den unmittelbar an sie grenzenden Seitenplattenabschnitten (Pericardialsäcken) überlagert werden. Sie kommen so in das Bereich der Herzanlage, zwischen das Entoderm und die Splanchnopleura zu liegen. Dieser Vorgang spielt sich im Wesentlichen in derselben Weise ab wie bei *Triton* und *Ceratodus*. Ein Unterschied besteht nur darin, dass erstens das Angiohämoblastem etwas weiter nach vorn reicht — bis ins Gebiet des ersten Branchialbogens — und zweitens die Mesodermflügel zur Zeit der Verdickung ihrer ventralen Randzone der Medianebene schon sehr genähert sind. Diese Zellen bilden aber nur einen — wenn auch den grösseren — Theil des Endocardiums. Ebenso wie bei *Triton* und *Ceratodus* schieben sich auch bei *Bufo* und *Bombinator* von der Dorsalseite des Vorderkopfes her zu beiden Seiten des Kiemendarmes durch die Mandibularbögen freie Mesodermzellen ventralwärts vor, die sich mit den von ventralen Randstreifen stammenden Elementen zur Anlage des Endocardiums vereinigen. Die von vorn her vorgedrungenen Zellen stammen vom sogenannten ersten äusseren Kopfsegmente GOETTE's (1875).

Die Entstehung des Endocardiums bei *Bufo* hat Frl. MARCINOWSKY (1906) in ihrer oben erwähnten Publication eingehend behandelt. Die auf zahlreichen Abbildungen dargestellten Befunde fand ich an meinem Materiale im Wesentlichen bestätigt. Dagegen kann ich mich der Deutung dieser Befunde in manchen Punkten nicht anschliessen. So bezeichnet MARCINOWSKY jene Auflockerung des ventralen Randes der Mesodermflügel, die sich bei jungen *Bufo*-Larven in grosser Ausdehnung — von der Mundbucht weg — vorfindet, als „medioventrale Mesenchymbildungszone des Mesoderms". Es ist richtig, dass bei *Bufo* und *Bombinator* auch die axialen Mesodermstränge der vorderen Visceralbögen, namentlich in ihren ventralen Abschnitten, nicht so dicht gefügt und gegen die Umgebung nicht so deutlich abgrenzbar sind, wie z. B. bei *Ceratodus*. Dies ist jedoch kein Beweis dafür, dass dieselben wirklich zu Bindegewebszellen werden. Bei der Untersuchung älterer Embryonen und Larven zeigte sich, dass auch die aus diesen Mesodermsträngen hervorgehenden, anfänglich aus spindelförmigen Elementen bestehenden Anlagen der quergestreiften Musculatur auch in späteren Stadien nicht so scharf gegen die Umgebung abgegrenzt sind, wie bei *Ceratodus*. Erst später, wenn die Differenzirung der Muskelfasern einsetzt, treten die Zellen mit einander in innigeren Verband und sind dann gegen das Stützgewebe deutlicher abgrenzbar. Letzteres ist jedoch nicht durch eine lokale Auflockerung der axialen Mesodermstränge entstanden, sondern stammt, wie bereits oben erwähnt wurde, von den dorsomedianen Abschnitten der axialen Mesodermflügel, von jenen Gruppen freier Mesodermzellen ab, die GOETTE bei *Bombinator* als laterale Kopfsegmente beschrieben hat. Diese spindeligen Elemente schieben sich allmählich ventralwärts vor, verarbeiten verhältnissmässig rasch die ihnen eingelagerten Dotterplättchen und werden pigmentirt. Sie repräsentiren die vorderen Abschnitte des Angioskleroblastems. Die etwas aufgelockerten ventralen Ränder der Mesodermflügel liefern also nicht in ganzer Ausdehnung, sondern nur in einer das Gebiet der ersten Branchialbögen nach vorn nicht überschreitenden Ausdehnung das Angiohämoblastem, speciell in dessen vordersten Abschnitten den grössten Theil des Endocardiums. Dass von dieser, proliferirenden Randzone sich Gefässzellen nach den beiden Seiten hin ausbreiten und die Dottervenen bilden, hat MARCINOWSKY richtig beobachtet.

MUTHMANN berichtet nur in aller Kürze, dass bei *Bufo* „das Herz aus mesodermalen Zellen entsteht, die vom Hyoidbogen abgegeben werden" (p. 45), eine Darstellung, welche die topographischen Verhältnisse in ganz unzureichender Weise berücksichtigt.

BRACHET's (1903) Angaben über die Entstehung des Endocardiums bei *Rana* stimmen, wenn wir von der ersten Anlage der verdickten ventralen Randstreifen absehen, mit meinen Befunden an *Bufo* und *Bombinator* überein. Was die Herkunft dieser ventralen Randstreifen anlangt, so lässt BRACHET dieselben an Ort und

Stelle vom Hypoblast abgespalten werden und zieht die Angaben CORNING's (1898) über den Ursprung des Kopfmesoderms zu beiden Seiten einer dorsomedianen Zone der Urdarmwand ohne Grund in Zweifel. Nach BRACHET's Auffassung soll die Delamination an der Ventralseite, auch im Bereiche der vorderen Wand des Darmlumens (membrane pharyngienne) erfolgen und dorsoventralwärts fortschreiten — „isolant toujour deux ou trois couches des cellules (mésoblastiques) à la surface de l'entoblaste gastruléen" (p. 687). Ich fand CORNING's Angaben über die Bildung des Kopfmesoderms bei *Bufo* und *Bombinator* bestätigt und muss eine Abspaltung dieses Mesoderms von der seitlichen und ventralen Oberfläche des Entoderms entschieden in Abrede stellen. Was speciell das Verhalten im Bereiche der vorderen Wand des ventralen Darmlumens (der membrane pharyngienne) anbelangt, so lässt sich bei *Bombinator* deutlich zeigen, dass dieser aus hohen, prismatischen Zellen bestehende Abschnitt der Darmwand, aus welcher der sogenannte ventrale Entoblastkiel hervorgeht, in den fraglichen Entwickelungsstadien stets dem Ektoderm angelagert ist und erst viel später durch das von beiden Seiten her vordringende Mesoderm von diesem abgehoben wird. Dieses keilt sich zu beiden Seiten dieser oralen Berührungszone so dicht zwischen die beiden primären Keimblätter ein, dass es da und dort auf den ersten Blick den Anschein hat, als würde das Mesoderm aus dem Entoderm hervorsprossen. Bei genauer Untersuchung lässt sich jedoch feststellen, dass es sich hierbei nur um eine innigere Anlagerung handelt. Ich kann also die Angabe BRACHET's, dass sich die vorderen ventralen Abschnitte des Mesoderms, die zum Theil bei der Bildung des Endocardiums in Betracht kommen, von der ventralen Darmwand delaminirt haben, nicht bestätigen. Etwas schwieriger ist — bei Anwendung der gewöhnlichen Conservirungs- und Färbemethoden — der Nachweis in der Körpermitte. Vor allem deshalb, weil in dieser Region weder das Mesoderm noch die Dotterzellenmasse eine so compacte Anordnung ihrer Elemente aufweisen wie z. B. bei *Triton* und *Ceratodus*. Kommt es doch bei *Bombinator* ganz regelmässig vor, dass das ventrale Darmlumen durch circumscripte Spaltbildungen gegen das Ektoderm zu durchbricht. Ich habe mich noch nicht davon überzeugen können, dass in diesem Bereiche eine wirkliche Delamination des Mesoderms stattfindet, und behalte mir vor, nach Abschluss meiner Untersuchung über diese Verhältnisse eingehender zu berichten. — Die Anuren weisen bekanntlich auch in manch' anderer Beziehung ganz eigenartige Verhältnisse auf und sind keineswegs dazu geeignet, bei Untersuchung der Anlage des Mesoderms und der Herkunft des Endocardiums besonders klare Aufschlüsse zu geben. Es wäre besser gewesen, wenn die bei diesen Formen erhobenen Befunde nicht vor der völligen Sicherstellung der Verhältnisse bei den Urodelen in den Vordergrund gerückt worden wären.

Bei den Selachiern (*Scyllium*, *Acanthias*) ergeben sich hinsichtlich der Herkunft des Endocardiums ganz ähnliche Verhältnisse wie bei holoblastischen Anamniern. Bei Untersuchung dieser Formen ist vor allem die durch die veränderte Anordnung und qualitative Beschaffenheit des Nahrungsdotters bedingte Umgestaltung des Keimes zu berücksichtigen. Der Nahrungsdotter ist bei Selachiern so reichlich vorhanden, dass der Furchungskern seine Herrschaft über denselben völlig verliert, eine völlige Durchfurchung des Eies unmöglich wird. Das sich furchende Zellmaterial nimmt, wie an späterer Stelle (Capitel IV) noch eingehender zu erörtern sein wird, nur einen geringen Theil der Oberfläche des voluminösen Eies ein. Bei der Gastrulation macht sich eine weitere, durch dasselbe Moment bedingte Eigenthümlichkeit bemerkbar. Am Amphibienkeim begrenzt der sich verhältnissmässig rasch verengende Urmund ein relativ kleines Entodermfeld der Dotterzellenmasse — den Dotterpfropf — der bei der weiteren Längenentwickelung der Gastrula allmählich von der Oberfläche verschwindet. Bei den Selachiern hingegen ist die dem Dotterpfropf entsprechende Nahrungsdottermasse so umfangreich, dass sich der Keim an der Oberfläche des Eies wie eine kleine Calotte ausnimmt, deren Rand dem engen Urmundrand der Amphibien entspricht. Die in den Textfigg. 173—170 dargestellten Verhältnisse lassen sich indess leicht in einander überführen: der Amphibienkeim durch eine Vergrösserung des Dotterpfropfes in den Selachierkeim — etwa in der Weise, dass die Dottermenge hernienartig innerhalb des Urmundrandes austritt, der

gewissermaassen die Bruchpforte darstellt. Besonders leicht liesse sich eine solche Veränderung an Schema 172 einer Anurenlarve construiren — man braucht sich bloss die ventrale Rumpfwand in Folge einer Massenzunahme des Dotters um den Scheitel der Grenzfalte umgestülpt zu denken, die dann eine ähnliche Gestaltung erhielte, wie bei den eingekrümmten *Triton-* oder *Ceratodus*-Embryonen. Umgekehrt könnte das Schema der Textfig. 173 in das eines Amphibienkeimes durch eine Verringerung der Dottermenge verwandelt werden, wobei der Urmundrand immer enger und die Dottermenge ins Innere des Eies gedrängt würde. Es ist somit nicht daran zu zweifeln, dass, wie schon HAECKEL (1875), RAUBER (1880), KOLLMANN (1887), RABL (1889) u. A. betont haben, der gesammte Rand der Selachierkeimscheibe dem Urmundrande der Amphibien entspricht. Wie insbesondere RÜCKERT und RABL hervorgehoben haben, entspricht dem vorderen (auf der Kopfseite gelegenen) Abschnitte des Urmundrandes der Selachierkeimscheibe die ventrale Urmundlippe der Amphibien. Diese Auffassung wird noch weiter durch den Umstand gestützt, dass von diesen vorderen und seitlichen Urmundabschnitten bei den Selachiern das peristomale Mesoderm in derselben Weise hervorsprosst und zu denselben Leistungen bestimmt ist wie bei den Amphibien. Es begrenzt ventral die — scheinbar vom Embryo aus, peripherwärts — in

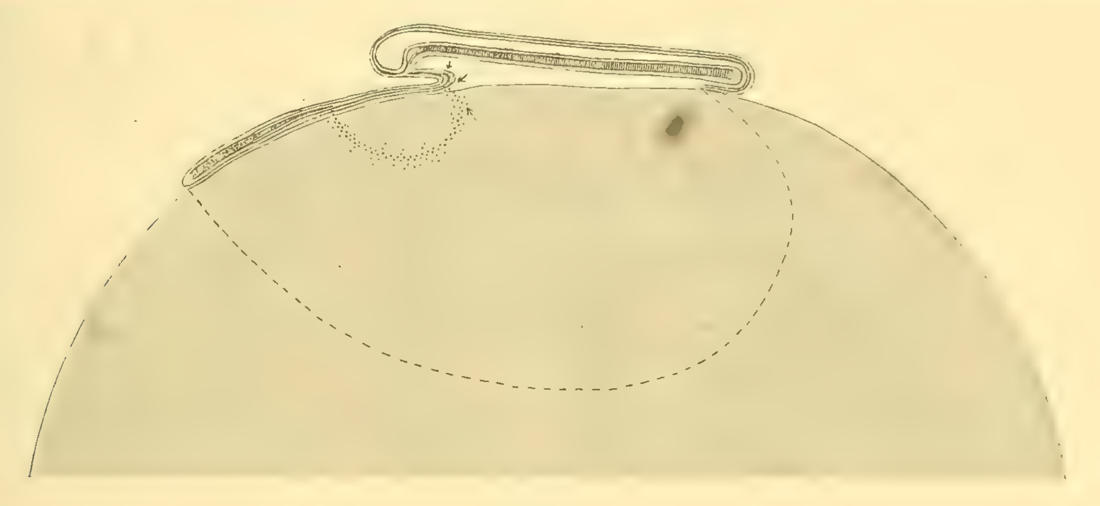


Fig. 173.

Wirklichkeit aber ventralwärts vorwachsenden Seitenplattenabschnitte der axialen Mesodermflügel. Die vordersten Seitenplattenabschnitte sind auch bei den Selachiern in der Gegend jener entodermalen Grenzfalte, der sogenannten vorderen Darmpforte, gelegen und bilden die Pericardialsäcke. An sie schliesst sich unmittelbar das vordere Ende jener peristomal entstandenen ventralen Randzone der axialen Mesodermflügel an, welche in dem im Schema Textfig. 173 abgebildeten Stadium gegen die vordere Darmpforte concav begrenzt erscheint — genau so wie bei *Ceratodus*. Die Randzone ist namentlich in ihrem ventralen Abschnitte der ganzen Anordnung der Keimscheibe entsprechend (bei *Torpedo*) auf eine viel grössere Fläche ausgebreitet, sie bildet auch nicht, wie bei *Ceratodus* und den Urodelen, einen compacten Zellstrang, sondern erscheint in eine ganz locker angeordnete Zellschichte aufgelöst, die sich zwischen dem Ektoderm und der Dotterzellenschichte ausbreitet. Das peristomale Mesoderm weist daher auch an seinem freien Rande keine so scharfe Begrenzung auf, wie z. B. bei *Ceratodus*. Da und dort schieben sich isolirte Gruppen von freien Mesodermzellen, auch einzelne dieser verästelten oder spindelförmig gestalteten Elemente unter den Seitenplatten gegen den Embryo zu vor, namentlich aber im Gebiete der sogenannten Grenzfalte, wobei sie von den sich gleichfalls ausbreitenden Pericardialplatten überlagert werden. Dort, an der vorderen und seitlichen Begrenzung dieser Falte — welche die vordere Wand des sogenannten Dotterstieles bildet — stauen sich die von beiden Seiten sich vorschiebenden freien Mesodermzellen

an und gelangen in dem Maasse, als die Grenzfalte zurückweicht, der Embryo sich abschnürt, in der Medianebene zur Vereinigung. Diese Zellen stammen also von dem unmittelbar an die Seitenplatten anschliessenden vordersten Abschnitte des peristomalen Mesoderms. Die Richtung, in der sie sich vorschieben, ist im Schema der Textfig. 173 durch den tangential zum punktirt angegebenen inneren Rand der peristomalen Randzone verlaufenden Pfeil angegeben, während der ventralwärts, gegen den Scheitel der Grenzfalte weisende Pfeil die Richtung angiebt, in der sich die Pericardialplatten ausbreiten. Ein kleiner cranialer Theil des Endocardiums des Bulbus cordis sowie die primitive Gefässwand des Truncus arteriosus werden von freien Mesodermzellen aufgebaut, die sich in ganz ähnlicher Weise wie bei *Ceratodus* vom Vorderkopfe her gegen die entodermale Grenzfalte bewegen (dritter Pfeil in Textfig. 173). Die Seitenplatten, s. st., als Abschnitte der axialen Mesodermflügel, sind somit auch bei Selachiern — speciell bei *Scyllium* und *Acanthias* — nicht am Aufbau des Endocardiums betheiligt.

Die Herkunft des Endocardiums der Selachier ist bekanntlich — mit Rücksicht auf die sonst der Untersuchung so günstige Beschaffenheit dieses Materiales — auffallend lange räthselhaft geblieben. Bemerkt doch Rabl (1897), einer der erfahrensten Embryologen, in seiner Theorie des Mesoderms: „Was die Entwickelung des Herzens betrifft, so haben meine Untersuchungen, obwohl sie schon seit 3 Jahren darauf gerichtet sind, bisher noch zu keinem befriedigenden Abschlusse geführt. — Es gilt dies hauptsächlich in Beziehung auf die Frage nach dem Ursprung des Endothels . . . Mehrere meiner Schnitte scheinen es ganz ausser Zweifel zu stellen, dass sie von den Elementen der visceralen Seitenplatten stammen, indessen kann ich doch die Möglichkeit, dass sie von der Oberfläche des Dotters her eingewandert sind, nicht ganz ausschliessen“ (p. 113). Ueber die Beziehungen dieser Zellen zum peristomalen Mesoderm giebt Rabl an dieser Stelle — auch sonst keine weiteren Auskünfte. — Von Niemandem sind bisher Befunde abgebildet worden, die in ganz einwandfreier Weise die Ablösung von Endocardzellen aus dem Verbande der Splanchnopleura des Pericardiums bezeugen.

Rückert (1888) lässt bekanntlich bei *Torpedo* die Zellen des Endocardiums am Orte, wo sich der Herzschlauch bildet, einerseits aus der Splanchnopleura austreten, andererseits sich von einer kielförmigen Verdickung der vorderen Wand des Dotterstieles ablösen, der bei den von mir untersuchten Formen aus den bei der Bildung des Urdarmes zusammengeschobenen Entoderm- und Dotterzellen besteht. Bei den von mir untersuchten Formen ist dieser Zellcomplex an der Bildung des Endocardiums vollkommen unbetheiligt, und ich zweifle nicht, dass sich dies auch bei *Torpedo* bestätigen wird. Auch jene innigen Beziehungen der Endocardzellen zu den Seitenplatten, auf die in neuerer Zeit Emmert (1900) grossen Werth gelegt hat, sind wohl nur scheinbare und werden vor allem dadurch vorgetäuscht, dass die Splanchnopleura nur gegen die Pericardialhöhle eine scharfe Begrenzung aufweist. An ihrer basalen Seite sind die Seitenplattenepithelien bei den Selachiern schon frühzeitig als Bindegewebsepithelien (Rabl) mit Fortsätzen versehen und lassen sich daher nicht so markant gegen die an ihnen sich vorbeidrängenden freien Mesodermzellen abgrenzen, wie z. B. bei *Triton* oder *Ceratodus*. Auch an Emmert's Abbildungen konnte ich keinen einzigen einwandsfreien Beweis dafür erblicken, dass sich aus dem Verbande der Splanchnopleura thatsächlich Zellen loslösen und sich am Aufbau des Endocardiums betheiligen. Die so sorgfältig vermerkte Kerntheilungsfigur *a* der Fig. 5 z. B., gehört doch sicher einer Zelle an, die ausserhalb des Verbandes der Seitenplatten liegt, also nicht im Austritte begriffen ist. Die Einstellung der Kerntheilungsfigur *a* am oberen Rande der Seitenplatten in Fig. 6, Taf. 20 wird, durch die bekannte alternirende Anordnung der Splanchnopleurazellen erklärlich, kann also wohl nicht im Sinne Emmert's verwerthet werden.

Während bei den bisher besprochenen Anamnierformen, die vom Vorderkopfe her vorgedrungenen Abkömmlinge des Angioskleroblastems an der Bildung des Endocardiums sich nur wenig betheiligen, ist bei den Teleostiern das Umgekehrte der Fall. Wie ich mich an Embryonen von *Trutta fario* überzeugen konnte, besteht die von mancher Seite angezweifelte Angabe, die Oellacher in seinen klassischen Beiträgen

zur Entwickelungsgeschichte des Forellenkeimes (1873) niedergelegt hat, thatsächlich zu Recht. OELLACHER bemerkte damals Folgendes: „Ich halte es demnach für das Wahrscheinlichste, dass jene Zellmasse, die ich als die erste Anlage des Herzens bezeichnet habe, aus den Kopfplatten herausgewachsen sei, und zwar von vorn, aussen und oben nach hinten, unten und innen“ (p. 84). Diese Zellmasse bildet nur in ihren ventralsten Abschnitten das Endocardium — oder wenigstens den grössten Theil desselben. Ihre seitlichen Abschnitte entsprechen ohne Zweifel jenem Mantel freier Mesodermzellen, der das axiale Mesoderm der Mandibularbögen umgiebt und sich im weiteren Verlaufe der Entwickelung zu den Gefässen und Stützelementen dieser Visceralbögen differenzirt. Es bestehen also mutatis mutandis dieselben Verhältnisse wie bei *Ceratodus*. WENKEBACH (1886) hat an einer pelagischen Knochenfischform (***Belone***) diese Wanderung der Zellen am lebenden Objecte verfolgen können. „Es gelang mir hier durch die ausserordentliche Durchsichtigkeit vom Dotter und Embryo, festzustellen, dass diese Zellen herrühren von den indifferenten Mesoblastzellen im Kopfe, indem sie von oben herum um den Darm hinwandern, um von beiden Seiten unter demselben zusammenzutreffen, was ich auch an Schnittserien von ***Belone*** bestätigt fand“ (p. 235). Der höchst wahrscheinlich aus peristomalem Mesoderm bestehende, den ventralen Randstreifen der Mesodermflügel des *Ceratodus* entsprechende Embryonalsaum tritt erst am venösen (vorderen) Ende des Herzschlauches mit den weit vorgeschobenen Abkömmlingen des Angioskleroblastems zusammen, die fast das ganze Endocardium liefern.

Die Annahme, dass das Endocardium von einer ventromedianen Verdickung des Entoderms abstammt und daher bei *Salamandra* und *Triton* unpaar ventromedian angelegt wird, führte nun RABL (1887) und BRACHET (1903) zur Hypothese, dass die doppelte Herzanlage der Knochenfische, Vögel und Säuger auf die primär einfache der Urodelen zurückzuführen sei (RABL, p. 271). Auf Grund eigener Untersuchungen kann ich behaupten, dass insbesondere auch bei *Salamandra* das Endocardium nicht ventromedian, sondern genau so wie bei *Triton* und *Ceratodus* durch die secundäre Vereinigung bilateralsymmetrisch angeordneter Zellcomplexe entsteht, die einerseits vom Vorderkopfe her, andererseits vom vorderen Ende der verdickten ventralen Randstreifen der Mesodermflügel aus sich gegen die Grenzfalte hin vorgeschoben haben. Das Endocardium entsteht also durch die Vereinigung paariger bilateralsymmetrischer Anlagen, die bei den Holoblastiern in Folge der hierzu günstigeren Anordnung der Dotterzellenmasse frühzeitiger erfolgt, als bei den dotterreichen Meroblastiern — und Formen, die von solchen abstammen. Bei gewissen Säugethieren kann diese Vereinigung derart verzögert sein, dass die beiderseitigen Anlagen des Endocardiums Zeit gewinnen, um sich zu den Endocardsäckchen umzubilden. In solchen Fällen vereinigen sich also nicht die noch isolirten Herzzellen, sondern die bereits schlauchförmig gewordenen paarigen Endocardanlagen. — Die Bilateralität der Endocardanlage erscheint demnach in der Bilateralität des Mesoderms begründet. — Es ist sehr zu bezweifeln, ob die drei bekannten Schemata RABL's wirklich „drei Etappen der phylogenetischen Entwickelung des Herzens darstellen“ (p. 272). Es liegt zwar kein Grund zur Annahme vor, dass das Herz bei den nächsten Vorfahren der Wirbelthiere in bilateralsymmetrischer Anordnung bei einer ausgebildeten Form functionirt habe, aber die Elemente, die es aufbauen, waren sicherlich auch in der Phylogenese bilateralsymmetrisch angeordnet. Insofern wiederholt auch die Ontogenese einen ursprünglichen Zustand, und es würde uns keineswegs überraschen, bei einer fundamentalen Entwickelungshemmung das Herz paarig angeordnet vorzufinden.

IV. Entwickelungsvorgänge während der Stadien 34—38 (bis zum Beginn der Blutcirculation).

Diese Entwickelungsphase ist durch den nahezu vollständigen Vollzug der Streckung des Embryos gekennzeichnet, die namentlich in den Stadien 34—35 besonders rasche Fortschritte macht. Das auffälligste Phänomen ist die Erhebung des Vorderkopfes, dessen Ventralseite noch im Stadium 33 der ventralen Oberfläche des Rumpfes unmittelbar angelagert war, im Stadium 34 bereits senkrecht auf diese steht und im Stadium 37/38 nur ganz wenig mehr ventralwärts eingebogen erscheint. — Die Streckung des Rumpfabschnittes hatte bereits im Stadium 31 eingesetzt, als die dorsale Urmundlippe, die terminale Appositionszone, von der ventralen Urmundlippe zurückzuweichen begann. Im weiteren Verlaufe der Streckung nimmt die Dotterzellenmasse eine wanstförmige Gestalt an. Die bisher in der Längenentwickelung so sehr zurückgebliebene Ventralseite holt gewissermaassen durch rasches intussusceptionelles Wachsthum die Dorsalseite ein, womit die Einkrümmung des Embryos rückgängig gemacht wird.

Es wurde bereits bei der Besprechung des vorhergehenden Stadiums darauf hingewiesen, dass die Streckung des Körpers wohl in erster Linie durch die Contraction der Myotome bewirkt wird. Es ist doch eine auffällige Erscheinung, dass dieser Vorgang gerade zu einer Zeit einsetzt, in welcher sich die Myotome zu differenziren beginnen, und in dem Maasse fortschreitet, als auch die Differenzirung der letzteren caudalwärts vorgreift. Wenn wir berücksichtigen, dass das Herz bereits zu einer Zeit pulsirt, in welcher die das Myocardium bildenden Zellen der Splanchnopleura noch ein epitheliales Gefüge und keine Spur von Fibrillen aufweisen, so ist wohl anzunehmen, dass in den Myotomen schon vor der Differenzirung der Fibrillen zum mindesten ein gewisser Tonus besteht, der wohl im Stande sein dürfte, den Vorgang der Streckung einzuleiten. — Dass die Myotomreihe — die, wie wir noch sehen werden, durch gewisse bindegewebige Einrichtungen an das vordere Chordaende verankert wird (vergl. Taf. LXIV, Fig. 2 ×) — bei der Anspannung ihrer Elemente den Bogen zur Sehne verwandelt, ergiebt sich wohl von selbst. Auf diese Weise wird der Embryo allmählich gestreckt. — Bei den noch viel hochgradiger zusammengekrümmten *Triton*-Embryonen vollzieht sich dieser Vorgang in derselben Weise. Bei diesen Formen kommt es gelegentlich — besonders unter dem Einflusse der conservirenden Agentien — sogar zu einer Ueberstreckung des Embryos. Derselbe wird gewissermaassen ventralwärts durchgedrückt — eine Erscheinung, die bekanntlich bei Anurenlarven in gewissen Entwickelungsstadien sehr verbreitet ist. — Bei der Streckung des Vorderkörpers dürfte aber wahrscheinlich noch ein zweites Moment eine wenigstens unterstützende Rolle spielen: das intussusceptionelle Flächenwachsthum der entodermalen Grenzfalte. Durch dieses nehmen die ventralen und seitlichen Wandabschnitte des caudalwärts sich stetig verlängernden Kiemendarmes an Ausdehnung ziemlich erheblich zu, wodurch die Grenzfalte immer mehr geöffnet und die Ventralseite des Vorderkopfes emporgehoben wird. Die Ausdehnung der Pericardialhöhle dürfte bei der Aufrichtung des Vorderkörpers wohl kaum eine Rolle spielen, man gewinnt den Eindruck, als ob die Vergrösserung der letzteren — bis zu einem gewissen Grade — ex vacuo erfolgen würde.

Bereits im Stadium 33 ist die Rumpflänge relativ erreicht. Die in diesem Stadium angelegten ca. 33 Dorsalsegmente machen mit dem noch nicht segmentirten terminalen Mesodermabschnitte annähernd die relative Rumpflänge des Thieres aus. In diesem Stadium beginnt also bereits die Bildung des Schwanzes. Die

terminale Appositionszone tritt immer mehr am caudalen Körperende vor und kann nun als Schwanzknospe bezeichnet werden.

An der äusseren Oberfläche des Vorderkopfes tritt in der Scheitelregion die Mittelhirnanlage immer deutlicher hervor (vergl. SEMON, 1893, Taf. 4/5, Fig. 34—38). Das Vorderhirn wölbt sich über das orale Darmende vor, dessen Berührungsstelle mit dem Ektoderm durch die noch ganz seichte, ziemlich schmale und langgestreckte äussere Mundbucht — besser -furche — gekennzeichnet ist. Zu beiden Seiten treten die successive entstehenden Visceralbögen vor. Ventral von ihnen findet sich eine unpaare, durch die sich immer mehr ausdehnende Pericardialhöhle verursachte Vorwölbung. Im Innern derselben beginnt im Stadium 38 bereits der Herzschlauch zu pulsiren.

Im **Stadium 34** macht die Streckung des Embryos, wie bereits erwähnt, namentlich im Bereiche des Vorderkörpers rasche Fortschritte. Die Erhebung und Aufrichtung des Kopfes vollzieht sich in dieser Entwickelungsphase in einem Ausmaasse von ca. 90°, so dass, wie SEMON's Fig. 34 *s*, Taf. 4 zeigt, die Kopfanlage im Bereiche der Grenzfalte deutlich vom Dotter abgesetzt erscheint, dem sie noch im vorhergehenden Stadium dicht angelagert war. Auch die spiralige Drehung der Längsaxe ist gewichen, der Embryo ist wieder in der Medianebene eingestellt. Aber auch im Rumpfgebiete schreitet die Streckung allmählich immer weiter caudalwärts vor. In der Körpermitte verläuft die Axe des Embryos bereits geradlinig, im caudalen Körperabschnitte beschreibt sie noch einen Bogen von ca. 90°. Die terminale Appositionszone tritt am caudalen Körperende knospenartig vor. Ursprünglich dem Kopfende des Embryos zugewendet, divergirt sie nun von diesem in caudoventraler Richtung. — Auf Taf. LIX/LX, Fig. 13 und 14 sind zwei Embryonen median durchschnitten dargestellt, von denen der eine (Fig. 13) etwas jünger ist (Stadium 33½). Bei diesem bildet die ventrale Wand des Vorderkopfes mit der Dotteroberfläche einen Winkel von ca. 60°, beim anderen Embryo ist dieser Winkel bereits zu einem rechten geworden. Besonders deutlich tritt die Aufrichtung des Kopfes im Verhalten der entodermalen Grenzfalte zu Tage, die sich immer weiter öffnet und der Herzanlage Platz zu ihrer Entfaltung gewährt. — Am Vorderkopfe zeigt sich ein weiterer Fortschritt in der Einkrümmung des Hirnrohres, der Beuge des Mittelhirnes, welches sich bereits gegen das Zwischenhirn durch eine niedrige Querfalte abzugrenzen beginnt. Der Einfluss dieses Processes auf die Gestaltung des Kiemendarmes kommt vor allem in der Stellung der Schlundtaschen zum Ausdrucke, die im Vergleiche mit ihrer ursprünglichen Einstellung (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 6, 7 ff.) im Ausmaasse von 60—70° um ihre dorsalen Enden caudalwärts gedreht erscheinen. Die innere Mundbucht ist vollständig verstrichen, eine mediane Rinne an der inneren Oberfläche der keilförmig verdickten, angestauten Entodermmasse des oralen Darmendes vertritt ihre Stelle. — Der Abgang des ventralen Darmlumens erfolgt nun nicht mehr so weit vorn, wie im vorhergehenden Stadium (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 12). Die riegelförmig zusammengeschobene Dotterzellenmasse ist caudalwärts zurückgewichen. — Sie erscheint nun vom Drucke der an ihrer Oberfläche vordringenden Wachsthumszonen befreit und nimmt, dem Fortgange der Streckung entsprechend, eine wanstförmige Gestalt an. Am deutlichsten kommt diese Veränderung in der zunehmenden Entfernung der entodermalen Grenzfalte von der Afteröffnung zum Ausdrucke, welch' letztere früher (als Urmund) dem Kopfende zugekehrt war, nun von demselben abgewendet, caudoventralwärts gerichtet ist. Auch das ventrale Darmlumen hat bei der Streckung der Dotterzellenmasse absolut an Länge zugenommen, wenngleich die relativen Verhältnisse im Vergleiche mit dem vorhergehenden Stadium keine wesentliche Veränderung erfahren haben. Zahlreiche zungenförmige Divertikel erstrecken sich in die Dotterzellenmasse hinein (vergl. auch Taf. LXII/LXIII, Fig. 7 *v.D.l.*). Das enge dorsale Darmlumen beschreibt einen, der Krümmung des Embryos entsprechenden Bogen. Im Bereiche der neurenterischen Verbindung weist es eine caudale Ausladung auf (*p.a.D.*). Unmittelbar ventral von dieser Stelle verbindet eine quere Rinne an der caudalen Cloakenwand die Einmündungs-

stellen der noch soliden primären Harnleiter, der Vornierengänge. Der Endabschnitt des Lumens wendet sich in einem cranialwärts leicht convexen Bogen der Afteröffnung zu. Letztere befindet sich in einiger Entfernung von der terminalen Appositionszone. [Um Missverständnissen beim Vergleiche unserer Abbildungen vorzubeugen, möchte ich darauf aufmerksam machen, dass bei dem von SEMON auf Taf. 4, Fig. 34 dargestellten Embryo die terminale Endknospe (Schwanzknospe) nicht im Contour des Bildes gelegen ist, sondern jenen helmartigen Vorsprung bildet, der etwa die Mitte zwischen der Afteröffnung und dem Contour einnimmt.

An der auf Taf. XLV/XLVI, Fig. 16 dargestellten Seitenansicht des Entoderms fällt ausser der Verbreiterung der entodermalen Grenzfalte vor allem die beträchtliche Zunahme des dorsoventralen Durchmessers des Kiemendarmes auf. Die in früheren Stadien tief eingesunkene dorsale Wand (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 8, 10 ff.) wird nun in der Seitenansicht dorsal von den Schlundtaschen sichtbar, dementsprechend wird auch die Chorda dorsalis nicht mehr von den dorsalen Enden der Schlundtaschen verdeckt. Unmittelbar vor dem abgerundeten Chordaende liegt der durch die Mittelhirnbeuge hervorgerufene Darmscheitel. Etwa von der Region der dritten Schlundtasche an hat sich von der dorsalen (Ur-)Darmwand die Hypochorda abgeschnürt, die mit dieser weiter caudal noch zusammenhängt (vergl. Taf. LIX/LX, Fig 14).

Etwas schräg von vorn und von der Seite her betrachtet, weist der Kiemendarm das auf Taf. LXII/LXIII, Fig. 6 dargestellte Verhalten auf. Von der ausgedehnten, zungenförmig begrenzten Berührungszone seines vorderen Endes weg verbreitet sich der Kiemendarm gegen die ersten Schlundtaschen ziemlich rasch — nicht mehr, wie im vorhergehenden Stadium (vergl. Taf. LXIII/LXIV, Fig. 1), ganz allmählich. Die zwischem dem oralen Darmende und den ersten Schlundtaschen gelegenen seitlichen Wandabschnitte erscheinen rinnenförmig eingesunken. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass diese Rinnenbildungen durch die Vergrösserung der Mandibularbögen entstanden sind, die das nachgiebige, entodermale Epithel nach innen zu vorgewölbt haben. Demgemäss weist auch das zugehörige Ausgussmodell (Taf. LXII/LXIII, Fig. 7) an der correspondirenden Stelle leichte Einsenkungen auf, die durch einen medianen Vorsprung von einander getrennt werden. Dem letzteren entspricht die vorerwähnte Rinne an der Innenseite der dorsomedianen, der Hypophyse angelagerten Darmwand. Die ersten Schlundtaschen werden ventralwärts immer schmäler und laufen unmittelbar hinter dem ventrocaudalen Ende jenes kielförmigen, in der Fortsetzung der oralen Berührungszonen gelegenen Vorsprunges der ventralen Wand des Kiemendarmes aus. Zwischen ihren ventralen Enden tritt die noch ganz unansehnliche Anlage der Schilddrüse vor (Taf. LXII/LXIII, Fig. 6 *Thyr.*). Die seitlichen Ränder der zweiten Schlundtasche laden ventrolateralwärts aus und stehen mit dem Ektoderm in breitem Zusammenhange. Bei den ersten Schlundtaschen ist dies nur im Bereiche ihrer dorsalen Abschnitte der Fall (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 5). Die seitlichen Ränder der dritten Schlundtasche haben das Ektoderm nunmehr erreicht. Von der dritten Schlundtasche weg wird der Kiemendarm etwas schmäler und setzt sich in die Anlage des Vorderdarmes fort, der sich gegen die Dotterzellenmasse conisch verbreitert. Letztere nimmt gegen das caudale Rumpfdrittel an Umfang zu. An der äusseren Oberfläche ist sie gegen die epitheliale Wand des ventralen Darmlumens nicht abgrenzbar. Die beiden an der Ventralseite gelegenen, caudalwärts zuerst divergirenden, dann convergirenden Furchen werden durch die verdickten Randstreifen der Mesodermflügel (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15, 16) hervorgerufen und verlaufen zum grössten Theile im Gebiete der vorderen Wand des ventralen Darmlumens.

Die Dorsalansicht desselben Modelles mit dem Ektoderm (Taf. LXII/LXIII, Fig. 5) lässt auch die Beziehungen der Hypophyse zum oralen Darmende sowie die Anordnung der Riechplatten erkennen. Die erstere ist schon fast bis in die Mitte der Entfernung zwischen dem oralen Darmende und den vorderen Chordaenden vorgewachsen (vergl. auch Taf. LIX/LX, Fig. 14 *Hyp.*) und erscheint an ihrer Basis bezw. Ursprungsstelle nach beiden Seiten hin verbreitert. Dem vorderen Darmende liegt sie unmittelbar an. — Die Riechplatten treten an der inneren Oberfläche des Ektoderms buckelig vor und sind gegen die Umgebung noch nicht deutlich

abgegrenzt. Namentlich caudalwärts flachen sie sich ganz allmählich ab. Den seitlichen Ausläufern der Hypophysenanlage liegen sie etwas näher als im vorhergehenderen Stadium (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 3, 4).

In der Seitenansicht des Hirnrohres (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 16) tritt vor allem die Mittelhirnbeuge hervor. Auch die vordere Verbreiterung des Rautenhirnes wird immer auffälliger. Die Decke desselben beginnt sich bereits zu verdünnen. An der Stelle, wo das Rautenhirn am breitesten ist, sind die beiden Ganglien des Trigeminus mit dessen ventrolateraler Wand in Verbindung getreten. Das hintere derselben, das Ganglion maxillomandibulare, kam schon von vornherein in dieser Region zur Entwickelung. Es hat sich bereits im Stadium 30 von der Nahtstelle des Hirnrohres abgelöst — zugleich auch vom Ganglion ophthalmicum gesondert — und ist an der Aussenseite des Hirnrohres ventralwärts gerückt. Das Ganglion ophthalmicum hingegen gehört einer etwas weiter vorn gelegenen Region des Hirnrohres an. Es hat sich im Bereiche des Mittelhirnes — nahe dem Uebergange desselben in das Rautenhirn — von der Nahtstelle abgelöst und erst nachträglich durch Ausbildung jenes caudalen Fortsatzes (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 13, 15) mit dem Ganglion maxillomandibulare vereinigt. Es tritt nun gemeinsam mit diesem mit der verbreiterten Stelle des Rautenhirnes in Verbindung. Wie die Fig. 15 der Taf. XLV/XLVI zeigt, hat die Hauptmasse des Ganglion ophthalmicum ihre nachbarlichen Beziehungen zu der vor ihr gelegenen Ciliarplakode noch unverändert beibehalten. Das Ganglion acusticofaciale und die Anlage des Glossopharyngeus-vagus zeigen in ihrer Anordnung keine wesentliche Veränderung. Letztere bildet das vordere Ende der Ganglienleiste des segmentirten Körpergebietes, welche bereits segmental angeordnete Zellvermehrungen erkennen lässt. Dadurch wird an dieser eine ähnliche Sonderung angebahnt, wie sie in früheren Entwickelungsstadien an der Trigeminusganglienleiste stattgefunden hat. (Trennung des Ganglion ophthalmicum vom Ganglion maxillomandibulare.)

Auch die allgemeine Gestaltung des Mesodermmantels (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15) hat sich in Folge der Streckung und Erhebung des Vorderkörpers etwas verändert. Die der Abschnürungsstelle bezw. der entodermalen Grenzfalte entsprechende Einfurchung beginnt sich auszugleichen. — Im Gebiete des Vorderkopfes fällt vor Allem die ventrale Verlängerung der beiden ersten Visceralbögen auf, eine Erscheinung, die mit der Zunahme des dorsoventralen Durchmessers des Kiemendarmes im Zusammenhange steht. Die vordersten Abschnitte der axialen Mesodermflügel haben sich vom Darm abgeschnürt. Sie sind noch schmal und von den Mandibularbögen durch die von der Ventralseite her vorgreifenden Spalten gesondert. An den letzteren bemerken wir (etwa in der Verlängerung des Verweisstriches *Hypoph.* (Taf. XLV/XLVI, Fig. 15) eine kleine Knickung, die in früheren Stadien noch viel deutlicher ausgesprochen war und die Stelle angiebt, wo der vor der Durchbruchstelle der ersten Schlundtasche gelegene Abschnitt der axialen Mesodermflügel in deren ventral von der Durchbruchstelle befindlichen Randabschnitt überging. Letzterer verläuft zu beiden Seiten des oralen Darmendes. Der Knickungswinkel wird durch die dorsoventrale, intussusceptionelle Verlängerung des Kiemendarmes und der Schlundtaschen allmählich ausgeglichen. — Die Veränderung in der Richtung der Schlundtaschen kommt auch in der Richtung der Visceralbögen deutlich zum Ausdrucke. Hinter der zweiten Schlundtasche haben nun auch die noch kurzen dritten Schlundtaschen das vorgelagerte Mesoderm durchbrochen. — Die festonartige Begrenzung der dorsalen Kante der axialen Mesodermflügel tritt nun immer deutlicher hervor. Zwischen den beiden Ganglien des Trigeminus und zwischen dem Ganglion maxillomandibulare und dem Ganglion acusticofaciale wölben sich halbkugelige Ausladungen des Mesoderms vor, die im Inneren kleine Hohlräume bergen, also bläschenförmige Bildungen sind. Diese Hohlräume wurden bisher als Kopfhöhlen bezeichnet, und zwar die zwischen dem Ganglion ophthalmicum und dem Ganglion maxillomandibulare gelegene als zweite oder Mandibularhöhle, die hinter dem letzteren gelegene als dritte oder Hyoidhöhle. Eine vorderste Kopfhöhle, die sogenannte Prämandibularhöhle, kommt erst etwas später, im vordersten Abschnitte der axialen Mesodermflügel zur Anlage. Es hat sich nun gezeigt, dass bei *Ceratodus* aus der seitlichen Wand der dritten Kopfhöhle der Musc. masseter,

aus der Wand der zweiten Kopfhöhle der Musc. temporalis und der Musc. obliquus oculi superior und aus der Wand der Prämandibularhöhle die übrigen Augenmuskeln hervorgehen. Zwischen den Musc. masseter und temporalis haben sich Rudimente einer prämandibularen Schlundtasche gefunden. Es gehört demnach nur der Musc. masseter einem Mandibularbogen s. st., d. h. einem vor der ersten, hyomandibularen Schlundtasche gelegenen Visceralbogen an, der durch den Ausfall einer prämandibularen Schlundtasche mit dem vor ihm gelegenen prämandibularen Visceralbogen, welcher den Musc. temporalis liefert, zu einem scheinbar einheitlichen Visceralbogen, dem Mandibularbogen s. l., vereinigt erscheint. Die Pars maxillomandibularis des Trigeminus gehörte ursprünglich dem Mandibularbogen (s. st.), die Pars ophthalmica dem Prämandibularbogen zu. Beide sind branchiomere Gebilde. — Das rudimentäre Stützelement des Prämandibularbogens ist der Processus pterygoideus des Quadratums. — Ich bezeichne daher die dritte Kopfhöhle als Mandibularhöhle, die zweite als Prämandibularhöhle und die erste als Ciliarhöhle.

Hinter dem Ganglion acusticofaciale steigt der dorsale Rand der axialen Mesodermflügel allmählich zur dorsalen Kante des ersten Myotomes an. Letztere wird, wie in früheren Stadien, von dem vorderen Abschnitte der Ganglienleiste, der Anlage des Glossopharyngeus-vagus überlagert. — Die Dorsalsegmente beginnen sich nun von den Seitenplatten zu trennen. Nur das erste und die vordere Hälfte des zweiten (in der Taf. XLV/XLVI, Fig. 13 liegt in dieser Hinsicht ein kleines Versehen vor, vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 1) bleiben mit den seitlichen Abschnitten der Mesodermflügel im Zusammenhange. Die beiden Nephrostome der Vorniere befinden sich gegenüber den 5. und 6. Segmenten. Im vorigen Stadium noch ziemlich plump gestaltet, sind sie in Folge des Längenwachsthumes des zwischen ihnen gelegenen Kanalabschnittes (Hauptkanälchen, FELIX) etwas auseinandergewichen und kommen daher in das Bereich des Myocommas zwischen dem 4. und 5., sowie dem 6. und 7. Dorsalsegmente zu liegen. Sie vereinigen sich nach wie vor gegenüber dem Myocomma zwischen dem fünften nnd sechsten Myotom, zu einem gleichfalls rasch in die Länge wachsenden Sammelgange (Verbindungsstück). Dieses wendet sich unter conischer Verjüngung in einem ventralwärts convexen Bogen caudalwärts und geht in den primären Harnleiter über. Die im Stadium 33 noch zweilappige, wulstförmige Vornierenanlage hat sich also durch die Verlängerung der beiden Trichterabschnitte zu einem T-förmigen Rohrstück gestaltet, dessen verticaler Schenkel caudalwärts umbiegt.

Im Bereiche der entodermalen Grenzfalte haben sich die Seitenplattenabschnitte der axialen Mesodermflügel bereits in ansehnlicher Ausdehnung — von der Gegend der Thyreoidea bis in die Region des 7. Segmentes — mit einander vereinigt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15, 16; Taf. LIX/LX, Fig. 14). Die Pericardialhöhle reicht ventromedian etwa bis in die Transversalebene des dritten Myocommas, weiter caudal erscheinen die median vereinigten Seitenplattenabschnitte noch solide. Sie haben sich in diesem Gebiete über die verdickten Randstreifen der Mesodermflügel vorgeschoben, welche caudal von der ventromedianen Vereinigungsstelle der Seitenplatten den freien Rand der Mesodermflügel bilden (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15 *A.h.bl.*). Das mesodermfreie Feld der Ventralseite zeigt eine birnförmige Begrenzung und weist dort, wo die Dotterzellenmasse den grössten Umfang hat, auch die grösste Breitenausdehnung aus. Die Verdickung des freien Randes nimmt gegen die caudale, leicht convexe Begrenzung des mesodermfreien Feldes allmählich ab. Zwischen dem mesodermfreien Felde und dem After breitet sich der ventromediane Abschnitt des peristomalen Mesoderms aus (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 14; Taf. LVII/LVIII, Fig. 12). Letzteres erscheint in der Umgebung des Afters noch ein wenig verdickt.

Die Afteröffnung befindet sich, wie bereits erwähnt, in einiger Entfernung von der terminalen, helmartig vortretenden Schwanzknospe. Zwischen beiden spannt sich das innere Blatt jener ektodermalen Falte aus, die beim steten Zurückweichen der terminalen axialen Appositionszone immer länger wird (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 11 *v. Cl. w.*). — Die ektodermale Cloakenwand bildet zwischen den Einmündungsstellen der primären Harnleiter eine quere Rinne, die an der äusseren Oberfläche durch eine markante Einsenkung von der ektodermalen

Wand der Schwanzknospe abgesetzt erscheint. Der Scheitel der letzteren wird von der Stammzone des Medullarrohres gebildet. Von der Seite her betrachtet, weist die terminale Appositionszone beim Vergleiche mit dem vorhergehenden Stadium (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 8 und 12) in ihrer Anordnung insofern eine Veränderung auf, als die gegen die Einmündungsstelle der primären Harnleiter sich allmählich verjüngende Stammzone des axialen und peristomalen Mesoderms um die Spitze des peristomalen Ausläufers (*p. M. u.*) gewissermaassen ein wenig gedreht, wie umgestürzt erscheint. Das axiale (proximale) Ende der Stammzone des Mesoderms ist nun distalwärts gewendet. Man gewinnt den Eindruck, als ob die nach vorn zu fortwährend die Axengebilde apponirende terminale Wachsthumszone durch die mit ihr in Verbindung stehende ektodermale Falte ein wenig zurückgehalten würde, als ob diese Falte, die sich am caudalen Afterrande in die ektodermale äussere Körperdecke umschlägt, bei ihrem intussusceptionellen Flächenwachsthum nicht gleichen Schritt hielte mit der Längenentwickelung der Axengebilde bezw. der Appositionsthätigkeit der Schwanzknospe. — Diese Erscheinung wird in den folgenden Stadien noch viel deutlicher zu Tage treten. Sie zeigt den Beginn der Entwickelung des Schwanzes an.

Wir wenden uns der Betrachtung einiger Schnittbilder zu, deren Ebenen im Medianschnitte Textfig. 187 eingezeichnet sind. Ein durch die Ciliarplakode geführter Querschnitt durch den Vorderkopf (Schnitt 174) zeigt dieses Gebilde noch im Zusammenhange mit dem Ektoderm, caudal- und dorsalwärts ein wenig ausladend. Es liegt zu beiden Seiten der Grenze zwischen dem Mittel- und Zwischenhirn in die Aussenfläche der axialen Mesodermflügel eingebettet. Links ventral erreicht der Schnitt die Riechplakode, dorsal trifft er bereits die verdünnte Wand des Rautenhirns. — Fast dieselbe Stelle der Ciliarplakode ist im Schnittbilde 175 in ihren räumlichen Beziehungen zum Ganglion ophthalmicum dargestellt, welches der caudalen Seite der Plakode unmittelbar angelagert ist. Auf der linken Seite des Schnittes ist gerade die Verbindung der beiden Trigeminusganglien mit dem Rautenhirn getroffen, welche im Bereiche der vordersten Hirnfalte erfolgt. Das Ganglion maxillomandibulare steht mit der Hirnwand in breitem Zusammenhange. Der caudale, sich conisch verjüngende Fortsatz des Ganglion ophthalmicum tritt von vorn und unten her an die Hirnwand heran. Zwischen den beiden Ganglien wölbt sich die Wand der zweiten Kopfhöhle (Prämandibularhöhle) dorsalwärts vor. Diese ist ebenso wie die dritte Kopfhöhle auf der rechten Seite des Schnittes eröffnet. Gegenüber dem hinteren Abhange der dritten Hirnfalte ist beiderseits der Recessus labyrinthi sichtbar. Im Bereiche der nach aussen vortretenden Erhebungen der Hirnfalten ist die Hirnwand zellreicher als in den zwischengelegenen Abschnitten. Man gewinnt den Eindruck, dass bei der Bildung dieser Falten ausser der Behinderung des Längenwachsthumes auch die innere Architektonik der Hirnwand eine gewisse Rolle spielt. — Zahlreiche freie Mesodermzellen füllen in regelloser Anordnung den zwischen den beschriebenen Gebilden und dem Ektoderm frei bleibenden Raum aus. [Das Ganglion ophthalmicum ist der Ciliarplakode so dicht angelagert, dass es an aufgehellten Embryonen unmöglich ist, diese Gebilde von einander zu unterscheiden. Das, was SEMON (1893) auf Taf. 3, Fig. 34 × als *Gangl. Trig.* bezeichnet hat, entspricht diesen beiden Gebilden.]

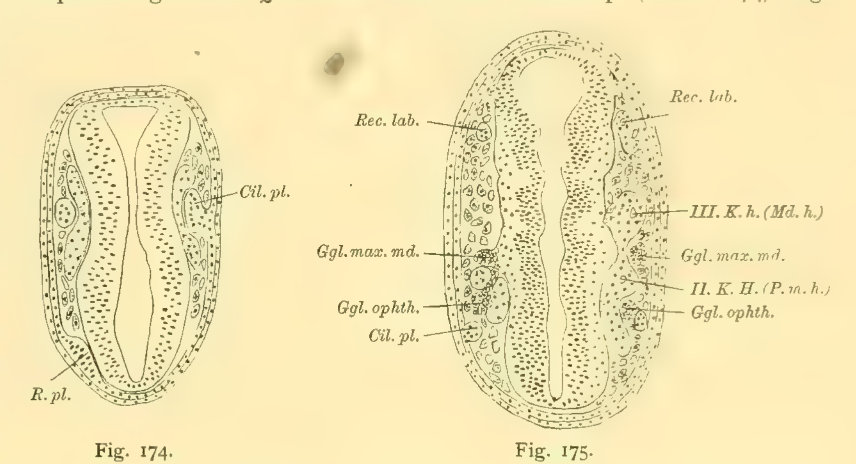


Fig. 174. Fig. 175.

Die Textfig. 176 stellt einen, zum Schnitte 174 parallel geführten Schnitt dar, der rechterseits die Verbindungsstelle des Ganglion maxillomandibulare mit dem etwas schräg getroffenen Rautenhirn zeigt. Letzteres erscheint durch die median vereinigten axialen Mesodermflügel vom vorderen Durchschnitte durch das Vorderhirn getrennt. Die in den letzteren vorhandenen, paarig angeordneten Hohlräume gehören den zweiten Kopfhöhlen (Prämandibularhöhlen) an. Vom Vorderhirn geht rechterseits der in seiner ganzen Länge getroffene Augenblasenstiel ab, ein enges Rohr, das nach kurzem caudalwärts gerichteten Verlaufe in die Augenblase übergeht. Die laterale Wand der letzteren liegt dem Ektoderm unmittelbar und flach an. Gegen das Lumen tritt sie buckelig vor, so dass dieses zu einem concav-convexen Spalt eingeengt erscheint. Dicht vor dem Augenblasenstiel tritt die Riechplakode nach innen vor (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 5). Das mehrzeilige Sinnesepithel der letzteren entbehrt im Bereiche einer kommaförmig begrenzten centralen Stelle einer Deckschichte und bildet an dieser Stelle den Grund des Riechgrübchens. Eine centrale Einsenkung der Plakode selbst besteht noch nicht. Die Einsenkung des Riechgrübchens wird lediglich durch den partiellen Mangel der Deckschichte hervorgerufen. Der Schnitt 177 ist parallel zum Schnitte 175 durch die inzwischen mit dem Hirnrohre in

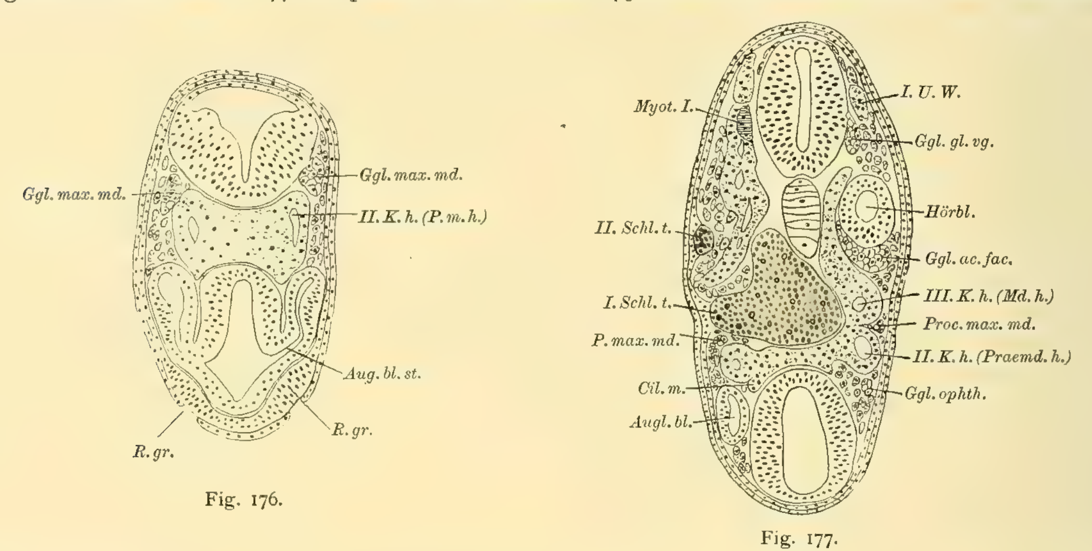


Fig. 176.

Fig. 177.

Verbindung getretene Anlage des Glossopharyngeus-vagus auf der einen Seite, durch die dorsalen Enden der beiden ersten Schlundtaschen auf der anderen Seite gelegt. Das Ganglion des Glossopharyngeus-vagus liegt unmittelbar auf der dorsalen Kante des ersten Dorsalsegmentes (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15). An dessen Aussenseite liegen zahlreiche zerstreute freie Mesodermzellen, die den Raum zwischen der Hörblase und dem 1. Segment ausfüllen. Die ventrale Wand der Hörblase wird an ihrer Vorderseite vom Ganglion acusticofaciale schalenförmig umfasst (*Ggl. ac. fac.*) Vor diesem Ganglion liegen die dritten und zweiten Kopfhöhlen (Mandibular- und Prämandibularhöhlen), deren Wandungen mit einander unmittelbar zusammenhängen. Zwischen ihnen verläuft an der Aussenseite ein ventraler Fortsatz des Ganglion maxillomandibulare (*Proc. max. md.*) nahe dem dorsalen Ende der ersten Schlundtasche herab. Vor der zweiten Kopfhöhle, unmittelbar über dem dorsalem Pol der Augenblase ist rechterseits noch ein Theil des Ganglion ophthalmicum zu sehen. Medial und vor von den zweiten Kopfhöhlen, von ihrer Wand durch eine Spalte gesondert, befinden sich die vordersten Abschnitte der axialen Mesodermflügel (*Cil. m.*), in denen etwas später die Ciliarhöhlen auftreten werden. Die axialen Mesodermflügel stehen zwischen der dorsalen Darmwand und der Hirnwand mit einander noch in solider Verbindung. Die Hypophysenanlage hat sich noch nicht bis in diese Region vorgeschoben. Auf der linken Seite des schief geführten Schnittes erscheinen die Mesodermflügel von der ersten Schlundtasche durchbrochen. Vom Hyoid-

bogen bis zum ersten Myotom erstreckt sich eine einheitliche Mesodermmasse (vergl. Taf. XLVI/XLVI, Fig. 15), in deren Inneren unregelmässig angeordnete (in ihrer Zahl und Anordnung auf beiden Seiten verschiedene) Hohlräume gelegen sind. An der Aussenseite dieses Mesodermstreifens haben sich freie Mesodermzellen angesammelt, die sich in früheren Entwickelungsstadien vor und hinter der Hörblase von dem dorsalen, dem Hirnrohre anliegenden Abschnitte der axialen Mesodermflügel abgelöst und inzwischen rasch vermehrt haben.

Auf einem Querschnitt durch das orale Darmende (Schnitt 178) zeigt sich, dass das Ektoderm an einer circumscripten Stelle der Berührungszone mit dem Entoderm bereits dehiscent geworden ist. Die Zellen der

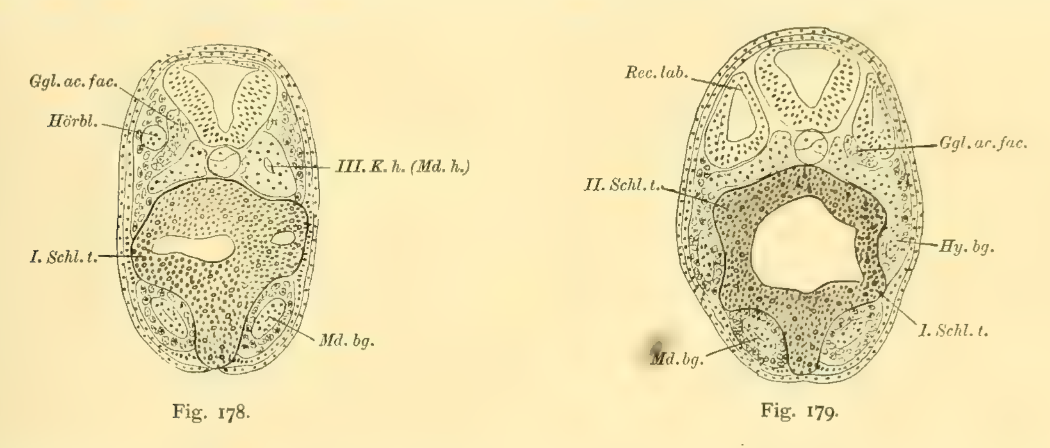


Fig. 178. Fig. 179.

Sinnesschichte umfassen in pallisadenförmiger Anordnung das schmale orale Darmende, welches, wie in früheren Stadien, kielförmig gestaltet ist (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 6). Durch das mächtige Vortreten der Mandibularbögen wird das Ektoderm zu beiden Seiten der Berührungszone nach aussen vorgewölbt, wodurch die orale Berührungszone zur dreieckig begrenzten äusseren Mundbucht einsinkt (vergl. SEMON, 1893, Taf. 4, Fig. 34). Die Verdickung der Mandibularbögen ist vor allem auf die Vermehrung der freien Mesodermzellen zurückzuführen. Das axiale Mesoderm der Mandibular- und Hyoidbögen erscheint beim Vergleich mit dem Verhalten der früheren Stadien sogar verschmälert, dagegen dorsoventral verlängert (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15). Im dorsalen Bereiche des abgebildeten Schnittes sind auf der einen Seite die vordere Wand der Hörblase mit dem ihr angelagerten Ganglion acusticofaciale auf der anderen Seite die dritte Kopfhöhle (Mandibularhöhle) zu sehen. — Die Hörblase zeigt in diesem Stadium, wie der Schnitt 179 erkennen lässt, einen birnförmigen Durchschnitt. Dorsalwärts ladet der Recessus labyrinthi zipfelförmig aus. Seitlich hat sich das Ektoderm bereits völlig abgeschnürt. Die Stelle, wo die Abschnürung erfolgte, ist in der Nachbarschaft der Ausladung des Recessus labyrinthi gelegen. Der Schnitt erreicht bereits die dorsalen Enden der zweiten Schlundtaschen bezw. die durch diese isolirten dorsalen Abschnitte der Hyoidbögen. Gegenüber den ersten Schlundtaschen treten leistenartige Verdickungen der Sinnesschichte des Ektoderms vor, denen die seitlichen Ränder der Schlundtaschen nur mehr ganz lose angelagert sind. Ventralwärts laufen die ersten Schlundtaschen an der Seite des Kiemendarmes als niedrige Leisten aus (vergl. Schnitt 180, sowie Taf. LXII/LXIII, Fig. 6), die das Ektoderm nicht erreichen. Es erscheint daher in diesem Bereiche der ventrale Rand der axialen Mesodermflügel noch einheitlich, die Mandibular- und Hyoidbögen vereinigen sich mit einander (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15). Diese Mesodermabschnitte sind an ihrer ganzen Oberfläche von freien Mesoderm-

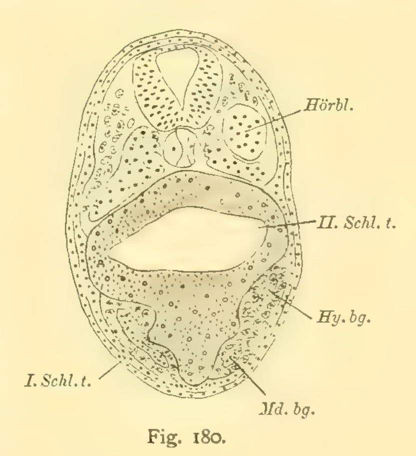


Fig. 180.

zellen umgeben, die sich durch das Gebiet der beiden ersten Visceralbögen ventralwärts ausgebreitet haben. Zum grösseren Theile stammen sie von der hinter den Augenblasen vom axialen Mesoderm abgelösten Zellgruppe, zum kleineren Theile von der vor dem Hörbläschen aufgetretenen Gruppe (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15, 16, Pause).

Der annähernd parallel der ventralen Wand des Kiemendarmes geführte Schnitt 181 gehört derselben Serie an, wie die Schnitte 176 und 174. Er ist durch die Mitte des Kiemendarmes gelegt und trifft daher die Schlundtaschen, sowie die Visceralbögen annähernd senkrecht auf ihre Axen. Der Kiemendarm weist im Bereiche der zweiten Schlundtasche seine grösste Breitenausdehnung auf. Sowohl nach vorn, wie nach rückwärts verschmälert er sich (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 5). Die Seitenränder der zweiten Schlundtaschen sind der Sinnesschichte des Ektoderms breit angelagert und werden von dieser rinnenförmig umfangen. Die ersten Schlundtaschen haben sich vom Ektoderm etwas zurückgezogen, die dritten haben erst das ihnen vorgelagerte Mesoderm durchbrochen und sind im Begriffe, sich den ihnen entgegentretenden, leistenförmigen Verdickungen

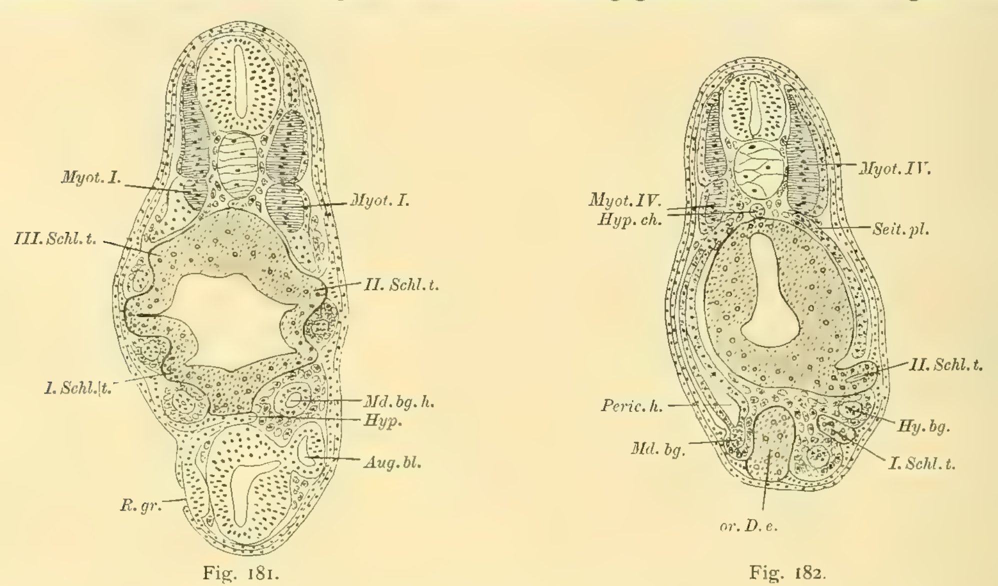


Fig. 181. Fig. 182.

der Sinnesschichte des Ektoderms anzulagern. Die Durchbruchsstellen der dritten Schlundtaschen sind noch kurz (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15) und demgemäss auch die ersten Branchialbögen, welche durch sie von den seitlichen Abschnitten der axialen Mesodermflügel getrennt werden. Letztere hängen mit den ersten Myotomen noch zusammen. Das axiale Mesoderm der ersten Branchialbögen ist an seiner Aussenseite von wenigen freien Mesodermzellen überlagert. Diese Zellen sind Abkömmlinge jener Gruppe, die sich hinter dem Hörbläschen von dem dortselbst gelegenen, ganz kurzen metotischen Abschnitt des unsegmentirten Mesoderms abgelöst hat (vergl. Taf. XLV/LXVI, Fig. 15, Pause). In diesem Bereiche haben sich also die freien Mesodermzellen noch nicht zwischen das axiale Mesoderm und das Entoderm vorgeschoben. Dagegen ist das axiale Mesoderm der Hyoidbögen vollständig von freien Mesodermzellen umgeben. An beiden Bögen werden die axialen Mesodermstränge in ihren ventralen Abschnitten von einem centralen Lumen durchzogen, welches im Mandibularbogen geräumiger ist. Wie die bei stärkerer Vergrösserung auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 5 abgebildete Stelle aus derselben Serie erkennen lässt, gruppiren sich die Mesodermzellen um dieses Lumen in epithelialer Anordnung. Die Grenze des axialen Mesoderms gegen die dasselbe umfassenden freien Mesodermzellen ist allenthalben ganz deutlich zu erkennen. Nirgends werden von den axialen Mesodermsträngen bezw. -röhren Zellen an den peripheren Mantel freier Mesodermzellen abgegeben. Das Epithel des Kiemendarmes besteht aus hohen prismatischen, pallisaden-

förmig an einander gereihten Zellen, die noch mit Dotterplättchen vollbeladen sind. Das Verhalten der Sinnesschichte des Ektoderms zu den seitlichen Rändern der Schlundtaschen wurde bereits oben erwähnt. Ein folgender Parallelschnitt 182 ist durch die ventralen Enden der Schlundtaschen gelegt und trifft ventromedian jenen kielförmigen Vorsprung des oralen Darmendes, an dessen beiden Seiten die Mandibularbögen verlaufen. Ein ventraler Abschnitt eines nachbarlichen Schnittes ist auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 6 bei stärkerer Vergrösserung (210-fach) in den Farben des Präparates abgebildet. Die Schlundtaschen zeigen, da der Schnitt schief auf ihre bogenförmig verlaufende Axe geführt ist, nicht so deutlich die epitheliale, einschichtige Anordnung ihrer Wandung, wie im Schnitte der Fig. 5. In den zweiten Schlundtaschen ist auch noch das zipfelförmige ausladende Lumen zu sehen (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 14). Das axiale Mesoderm der beiden ersten Visceralbögen zeigt, obgleich es nicht ganz quer auf seine Axe durchschnitten ist, doch recht deutlich die epitheliale Anordnung seiner Elemente, die radiär um die ventromedialwärts umbiegende Axe gruppirt sind. Auf der gegenüberliegenden Seite ist gerade der Uebergang des axialen Mesoderms des Mandibularbogens in den vordersten Abschnitt der Seitenplatten, in die Wand der Pericardialhöhle getroffen. Die letztere besteht aus einer einschichtigen Lage cubischer Zellen. Die ventralen Abschnitte der beiden vordersten Visceralbögen sind von dicht an einander gedrängten freien Mesodermzellen umgeben, die sich auch zwischen dem oralen Darmende und der epithelialen Wand des Vorderdarmes (vergl. Textfig. 182) medial von der Splanchopleura angesammelt haben. Diese letztere Gruppe liegt bereits in der Concavität der sogenannten Grenzfalte und liefert die Gefässzellen für die primitive Wand des Truncus arteriosus und die Endocardzellen des distalen Bulbusendes. Diese Elemente stammen zum grössten Theile von der in früheren Stadien hinter den Augenblasen aufgetretenen Gruppe freier Mesodermzellen. Ihnen haben sich in der letzten Entwickelungsphase auch Zellen beigemengt, welche durch die Hyoidbögen ventralwärts vorgedrungen und Abkömmlinge der vor dem Hörbläschen aufgetretenen Gruppe freier Mesodermzellen sind (vergl. Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 15, 16). Auch in dieser Region ist nirgends ein Austritt von Zellen aus dem Verbande des axialen Mesoderms, sei es der Visceralbögen oder der Seitenplatten, zu bemerken. — Im dorsalen Bereiche des Schnittes 182 sind die dritten und vierten Myotome getroffen, von denen die Seitenplatten der axialen Mesodermflügel bereits getrennt sind. Dorsal biegen die Myotome unter spitzen Winkeln, ventral mit convexer Begrenzung in die Cutisplatten um, die aus der lateralen Wand der Dorsalsegmente hervorgegangen sind. Die Angiosklerotome haben sich schon in früheren Stadien von den vorderen Segmenten getrennt und inzwischen in freie Mesodermzellen aufgelöst. Letztere haben sich dorsalwärts zwischen der Chorda und den Myotomen, medialwärts zwischen der Chorda und der dorsalen Darmwand, gegen die in dieser Region bereits abgelöste Hypochorda hin ausgebreitet. Seitwärts treten sie in die Spalte zwischen den Seitenplatten und den Myotomen ein, ventralwärts drängen sie sich zwischen den Seitenplatten und der Darmwand vor (vergl. Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 15, 16). Alle diese Processe lassen sich in ihrem zeitlichen Ablaufe im caudalen und mittleren Körperdrittel noch deutlich verfolgen.

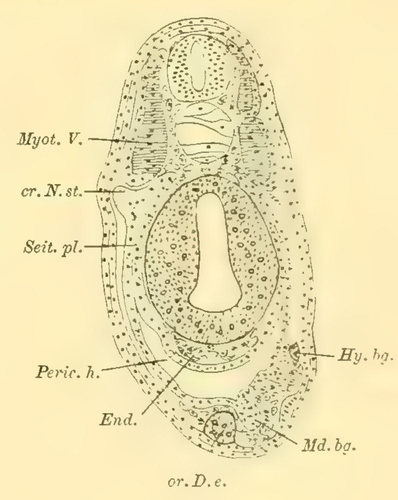


Fig. 183.

Der Schnitt 183 zeigt die Pericardialhöhle in ihrer ganzen Breitenausdehnung eröffnet. Da die beiden Blätter der Seitenplatten lateral vom Darme noch nicht auseinandergewichen sind, so erscheint das Lumen halbmondförmig begrenzt. Ihre beiden Blätter setzen sich, wie bereits am vorhergehenden Schnitte gezeigt wurde, unmittelbar in das axiale Mesoderm der Visceralbögen fort. Conische Ausladungen des Lumens erstrecken sich in die proximalsten Abschnitte der letzteren hinein. Eine Communication der Pericardialhöhle mit den

centralen Lücken des axialen Mesoderms der Mandibularbögen und mit den zugehörigen Kopfhöhlen habe ich bei *Ceratodus* nicht beobachten können. Es wurde bereits oben erwähnt, dass das ventrale Ende der Mandibularbögen von einem ventralen Randabschnitte der axialen Mesodermflügel gebildet wird (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15). Der ventromediane Abschnitt der Splanchnopleura erscheint über den zwischen ihm und der ventralen Darmwand angesammelten freien Mesodermzellen gegen das Lumen zu wulstförmig vorgebuchtet. Diese Zellen, die Elemente des Endocardiums haben sich in der letzten Entwickelungsphase wohl erheblich vermehrt — entsprechend der Eröffnung der Grenzfalte — aber nicht weiter differenzirt. Da und dort gruppiren sie sich zu bläschen- und rohrförmigen Gebilden, ein continuirliches Endocardium besteht aber noch nicht. — Der Durchschnitt durch den Vorderdarm ist nahezu oval begrenzt. Das Lumen ladet ventrolateralwärts ein wenig aus. Die so entstandene Rinne erscheint am Ausgussmodelle als eine Leiste (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 14). Sie ist ein Rest jener seitlichen Ausladungen am Eingange in das ventrale Darmlumen (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 10—13), denen keine weitere Bedeutung zukommt. Auf der linken Seite des Schnittes ist gegenüber dem fünften Myotome eine Ausladung der Somatopleura, die Anlage des cranialen Nephrostomas der Vorniere getroffen.

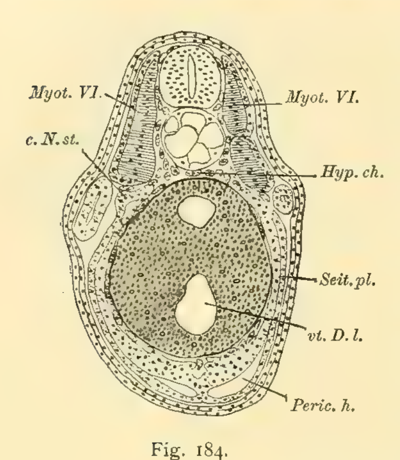


Fig. 184.

Im Schnitte 184 weist die Pericardialhöhle noch eine paarige Anordnung auf. Es besteht noch ein Mesocardium ventrale, welches der Stelle entspricht, wo sich die von beiden Seiten her vordringenden Seitenplattenabschnitte ventromedian vereinigt haben. Bei ihrem Vordringen haben sie die ventralen verdickten, peristomal entstandenen Randstreifen überwachsen. Diese kommen nun unter sie zu liegen, während sie in früheren Stadien auch an dieser Stelle — so wie jetzt etwas weiter caudal (vergl. Schnitt 186) — die Seitenplatten ventral begrenzten. Mit den Seitenplatten haben sich auch die verdickten Randstreifen ventralwärts vorgeschoben, allerdings nicht so rasch wie diese. Ich habe auch in dieser Region nicht beobachten können, dass sich oberflächliche Elemente der peristomal entstandenen Randstreifen am Aufbau der Seitenplatten betheiligen. Von den verdickten, in reger Proliferation befindlichen Randstreifen lösen sich fortwährend freie Mesodermzellen los, die sich vor allem cranialwärts gegen die Concavität der Grenzfalte zu ausbreiten und den dortselbst angesammelten Elementen des Endocardiums (Herzzellen) sich angliedern. Aber auch dorsalwärts schieben sich diese Elemente bei ihrer weiteren Vermehrung vor, zwischen den Seitenplatten und der epithelialen Wand des ventralen Darmlumens bezw. der Dotterzellenmasse. Ihnen kommen von der Dorsalseite her abgeplattete freie Mesodermzellen entgegen, die von den aufgelösten Angiosklerotomen stammen (vergl. auch Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 16). Lateral vom Darme sind die beiden Blätter der Seitenplatten einander noch dicht angelagert. Im Bereiche der Vornierentrichter weichen sie auseinander, so dass in dieser Region ein spaltförmiges Cölom besteht. — Im zweitnächsten Schnitte der Serie (185) ist das Cölom auch ventral noch nicht vorhanden, die Seitenplatten sind ventromedian mit einander durch eine solide Zellbrücke verbunden — so wie bei Embryonen aus dem Stadium 32 im Bereiche der entodermalen Grenzfalte, woselbst sie sich zuerst vereinigt haben. Auch im Schnitte 185 sind die ventralen Randstreifen der axialen Mesodermflügel vollständig von den Seitenplatten überlagert. Namentlich von ihren seitlichen Abschnitten lösen sich fortwährend

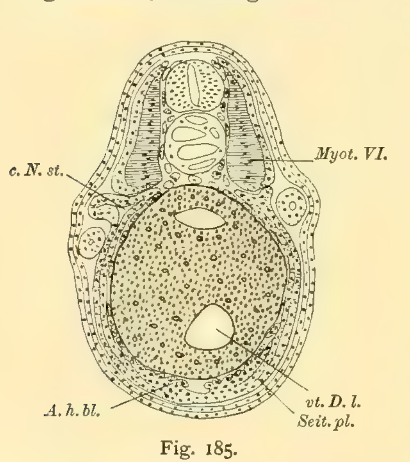


Fig. 185.

freie Mesodermzellen los, die dorsalwärts vordringen und sich an der Oberfläche der Dotterzellenmasse ausbreiten. Sie sind in reger Vermehrung begriffen. Die Axen der Kerntheilungsfiguren sind ausnahmslos parallel zur Oberfläche der Dotterzellenmasse eingestellt. Nirgends finden sich Anzeichen dafür, dass sich von der Splanchnopleura oder gar von der Dotterzellenmasse Elemente ablösen und sich zu den freien Mesodermzellen gesellen würden. Dieselben nachbarlichen Beziehungen weisen auch die von den Angiosklerotomen stammenden freien Mesodermzellen auf, die sich ventralwärts auf der Oberfläche der Dotterzellenmasse ausbreiten.

Ich habe besonders darauf geachtet, ob sich nicht auch vom dorsalen Rande der Seitenplatten freie Mesodermzellen ablösen und frei werden und speciell in diesen Stadien keine Befunde erheben können, die für ein derartiges Verhalten sprechen würden. Die medianwärts sich vorschiebende Seitenplattenkante ist stets scharf begrenzt, und es findet an ihr anscheinend keine Zellabspaltung statt. Ein solcher Vorgang würde uns an dieser Stelle keineswegs überraschen. Solange die axialen Mesodermflügel noch einheitlich sind, liegen ja diejenigen Zellen, welche später die dorsalen Kanten der Seitenplatten bilden, in unmittelbarer Nachbarschaft der Angiosklerotome der Dorsalsegmente (vergl. Textfig. 258). Es wäre also wohl möglich, dass ein Theil des zur Bildung der Angiosklerotome bestimmten Zellmaterials im Zusammenhange mit den Seitenplatten bleibt und sich erst später, wenn sich auch die Myotome von den Seitenplatten abgetrennt haben, differenzirt. Dann würden diese Zellen aus der dorsalen Seitenplattenkante hervorgehen.

Wenige Schnitte weiter caudal ergeben sich Befunde, die auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 7 dargestellt sind. Unter der Sinnesschichte des Ektoderms findet sich eine continuirliche Lage abgeplatteter Zellen, die ventral in einschichtiger Lage, seitlich in zwei noch nicht von einander gesonderten Schichten angeordnet sind. Die Zellkerne stehen in diesen Abschnitten meist alternirend. Diese Schichte ist der Seitenplattenabschnitt der axialen Mesodermflügel, welcher nahe an der caudalen Grenze der ventromedianen Vereinigungszone getroffen ist. Zwischen dieser Schichte und der epithelialen Wand des ventralen Darmlumens finden sich in paariger Anordnung die Zellcomplexe der ursprünglichen ventralen Randstreifen der Mesodermflügel, in denen sich bereits weitere Differenzirungsvorgänge abspielen. In dem einen dieser beiden Zellcomplexe erscheint eine Gruppe von dicht an einander gedrängten, kugelig oder eiförmig gestalteten, durch gegenseitigen Druck etwas abgeplatteten Zellen durch einen noch discontinuirlichen Spaltraum von peripheren, zum Theil etwas abgeplatteten Elementen des Zellcomplexes unvollkommen gesondert. Mit diesem Phänomen leitet sich nun der Vorgang der Differenzirung des Zellcomplexes des ventralen Randstreifens ein. Der centrale Ballen rundlicher Zellen repräsentirt die Anlage eines Blutzellenhaufens. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung wird der Spaltraum grösser, die centralen Zellen lösen sich von einander und werden zu freien Blutzellen. Die den centralen Zellballen umgebenden peripheren Zellen platten sich ab und bilden die primitive Gefässwand. Im vorliegenden Stadium sind erst zwei circumscripte derartige Blutbildungsherde in den verdickten ventralen Randstreifen aufgetreten. Dieselben bestehen noch zum grössten Theile aus dicht an einander gedrängten, noch indifferenten Zellen. Von den oberflächlich gelegenen Elementen lösen sich fortwährend freie Mesodermzellen los. An der Stelle, wo die in reger Proliferation begriffene Blutinsel liegt, weist die epitheliale Wand des ventralen Darmlumens eine der Dickenzunahme des Randstreifens entsprechende Einsenkung auf. Sie ist aber deutlich von diesem abgegrenzt. Nirgends auch nur eine Andeutung davon, dass sich etwa entodermale Zellen am Aufbau der Randstreifen betheiligen würden.

Im weiteren Verlaufe der Entwickelung greift nun die eben geschilderte Differenzirung der ventralen Randstreifen der Mesodermflügel — der ganzen Anlage des peristomalen Mesoderms entsprechend — im Bereiche des letzteren immer weiter caudalwärts vor. Die ventralen, peristomal entstandenen Randstreifen der Mesodermflügel bilden somit den Mutterboden für die Blutzellen, zugleich mit diesem liefern sie den grössten Theil des Endocardiums und im unmittelbaren Anschluss an dieses einen ventralen Abschnitt des Dottergefässnetzes. —

Ich habe daher für diesen ventralen, peristomal entstandenen Abschnitt der Mesodermflügel die Bezeichnung Angiohämoblastem vorgeschlagen.

Der etwas weiter caudal geführte Schnitt 186 zeigt das in dieser Region paarig angelegte Angiohämoblastem in seinen ursprünglichen Lagebeziehungen zu den beiderseits an dasselbe unmittelblar anschliessenden Seitenplattenabschnitten der Mesodermflügel. Möglicherweise sind diese bereits im Begriffe, den Randstreifen zu überwachsen. Es wurde bereits oben darauf hingewiesen, dass die Entscheidung dieser Frage bei *Ceratodus* auf gewisse Schwierigkeiten stösst. Die verdickten Randstreifen erscheinen ganz nahe an die Medianebene herangerückt, unter ihnen ist die epitheliale Wand des ventralen Darmlumens leicht eingesunken. Ob dieses Vorrücken durch eine Eigenbewegung des Angiohämoblastems hervorgerufen wird, erscheint wohl zweifelhaft. Es ist vielmehr wahrscheinlich, dass sie durch die in regem, intussusceptionellem Wachsthum begriffenen Seitenplatten ventralwärts vorgeschoben werden. Dieser Bewegung bieten die verdickten Randstreifen sicherlich ein gewisses Hinderniss dar. Ein Ausweichen der Seitenplatten muss zu einer Ueber- oder Unterwachsung führen.

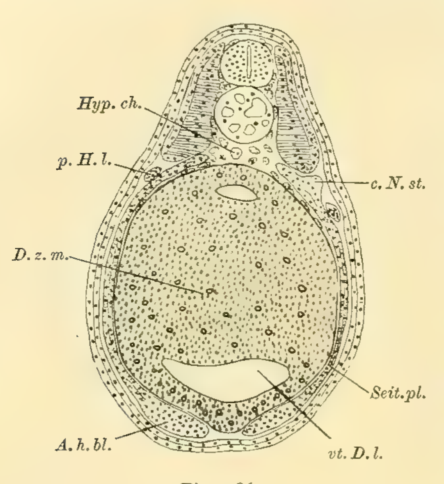


Fig. 186.

Für die Entscheidung der Frage, ob das Angiohämoblastem und seine Derivate ausschliesslich mesodermalen Ursprunges sind, oder ob sich an ihrem Aufbau auch das Entoderm betheiligt, bietet *Ceratodus* insofern sehr günstige Verhältnisse dar, als bei dieser Form die verdickten Randstreifen in der kritischen Entwickelungsphase, d. h. beim Beginne der Streckung in grosser Ausdehnung der bei der Streckung sich ebenfalls verlängernden epithelialen Wand des ventralen Darmlumens angelagert sind und sich also auf diesem Boden die Blutbildung abspielt. Die aus 3 Schnitten combinirte Textfig. 183 sowie die auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 8 bei stärkerer Vergrösserung dargestellte Stelle zeigen, wie scharf und deutlich die aus hohen, pallisadenförmig an einander gefügten, prismatischen Zellen zusammengesetzte vordere Wand des ventralen Darmlumens von dem an ihrer Oberfläche sich differenzirenden ventralen Randstreifen der Mesodermflügel gesondert ist. In diesem Bereiche könnte eine etwaige Betheiligung des Entoderms an der Bildung der Randstreifen der Beobachtung nicht entgehen. Es liessen

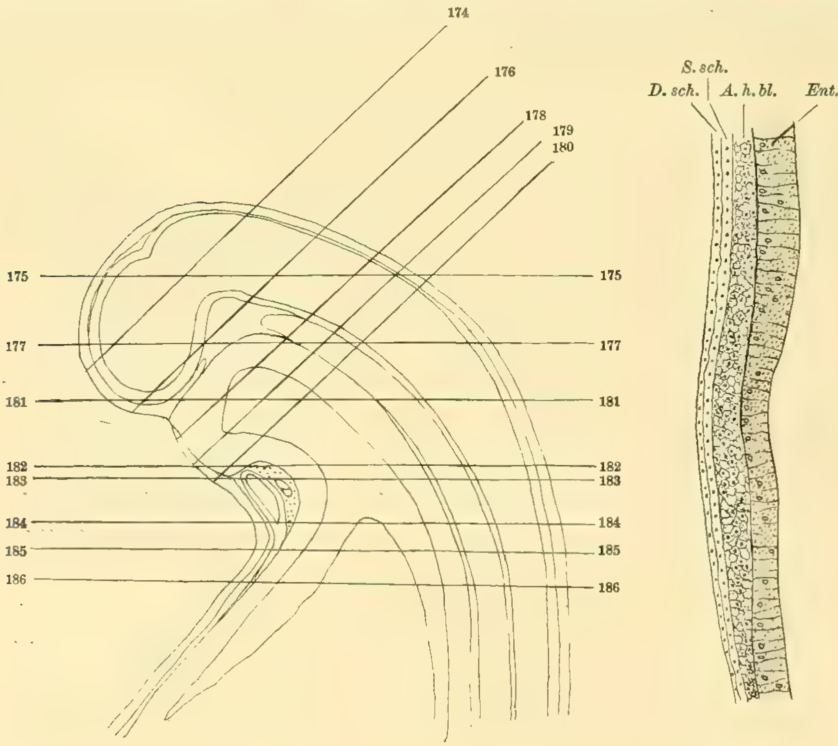


Fig. 187. Fig. 188.

sich aber auch in den späteren Stadien nirgends andere als rein nachbarliche Beziehungen zwischen den beiden Zellcomplexen nachweisen. Ebenso erscheint auch in den weiter caudal gelegenen Gebieten in späteren Stadien die Dotterzellenmasse am Aufbau des an ihrer Oberfläche sich differenzirenden Angiohämoblastems vollkommen unbetheiligt. Der in reger Proliferation begriffene, Blut- und Gefässzellen liefernde Zellcomplex ist also ausschliesslich ein Derivat des Mesoderms. Er wird von ganz bestimmten peristomal gelegenen Abschnitten des Mesodermkeimes geliefert, die zu dieser Leistung wahrscheinlich schon zu Beginn der Gastrulation bestimmt waren (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 1, rote Punkte). —

Die beiden Querschnitte 185 und 186 waren durch das Gebiet der Vorniere geführt, deren Canalsystem erst in dem proximalen Abschnitte, im Bereiche der Nephrostome durchgängig ist. Unter normalen Verhältnissen kommen bei *Ceratodus*, wie bereits SEMON (1901) angegeben hat, beiderseits nur 2 Vornierentrichter zur Anlage, und zwar gegenüber den 5. und 6. Myotomen. Bei einem Exemplare aus dem Stadium 34 waren nur ausnahmsweise 4 Vornierentrichter vorhanden. Ein glücklicher Zufall wollte es, dass der betreffende Embryo in sagittaler Richtung

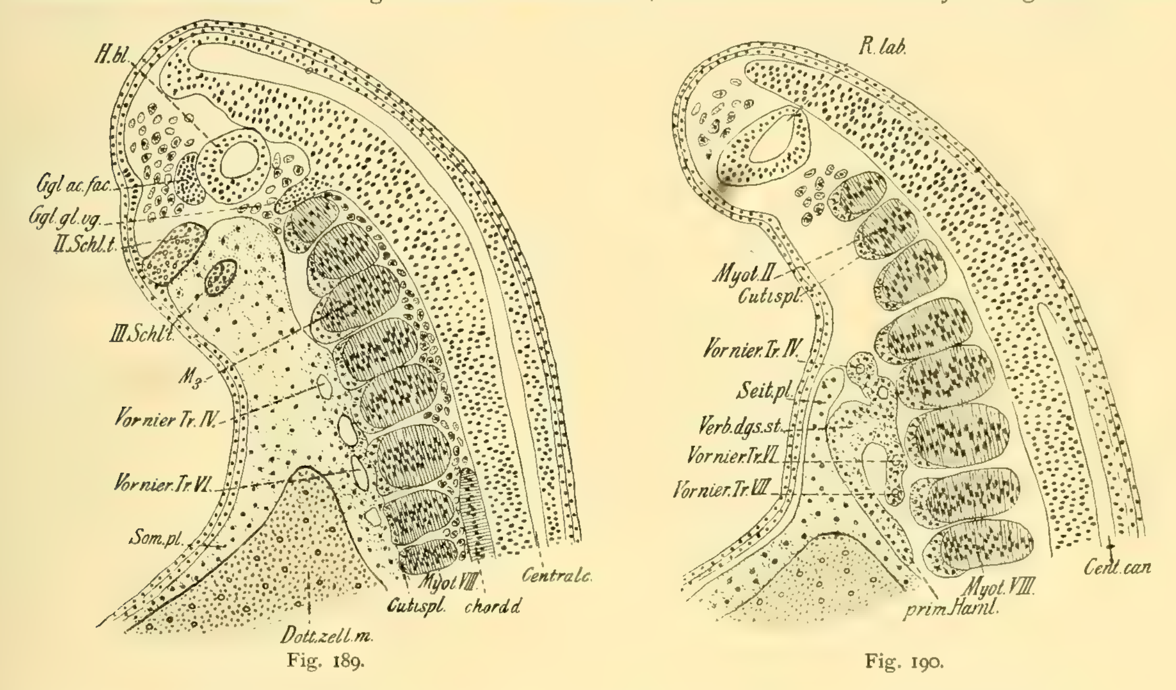


Fig. 189. Fig. 190.

und zudem etwas schief geschnitten wurde, so dass die fraglichen Verhältnisse sehr übersichtlich zur Betrachtung kommen. So sieht man auf dem einen Schnitte (189) die Seitenplatten flach getroffen und in dorsalen Abschnitten gegenüber den Myotomen 4—7 segmental angeordnete, kleine Cölomspalten eröffnet, sich in die engen Lumina der 4 Vornierentrichter fortsetzen (Schnitt 190). Der betreffende dorsale Abschnitt des Cöloms tritt also bei seiner ersten Anlage in segmentaler Anordnung auf und wird erst durch das Auseinanderweichen der zwischengelegenen Seitenplattenabschnitte einheitlich. Das noch solide — gewissermaassen ein geschlossenes Rohr darstellende — Sammelrohr biegt in weitem Bogen ventralwärts aus und setzt sich caudalwärts in den primären Harnleiter fort. — Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass dieser Befund als eine atavistische Erscheinung zu beurtheilen ist. Die Dipneusten stammen doch sicherlich von Formen ab, die vielleicht eine viel grössere Anzahl von Nephrostomen der Vorniere besessen haben, giebt es doch noch unter den recenten Anamniern (abgesehen von den Myxinoiden) noch Formen mit 7—11 Vornierentrichtern (Ganoiden, *Amia*). —

Es folgen noch einige Durchschnitte durch das caudale Körperdrittel. Im Schnitt 191 sind die verdickten Randstreifen der Mesodermflügel in ihren ursprünglichen Lagebeziehungen zu den Seitenplatten, nahe

der Stelle getroffen, wo sie im Bereiche des ventromedianen Abschnittes des peristomalen Mesoderms in einander übergehen. In dieser Region sind sie der Dotterzellenmasse aufgelagert, die von zungenförmigen Divertikeln des ventralen Darmlumens durchsetzt erscheint. Der Schnitt 192 ist etwa durch die Grenze des cranialen und mittleren Drittels jenes ventromedianen Abschnittes des peristomalen Mesoderms geführt (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 14) und zeigt die Verdickungen desselben noch in paariger Anordnung, durch eine schmale Zellbrücke mit einander verbunden. An dieser Stelle treffen offenbar jüngere und ältere Abschnitte des peristomalen Mesoderms zusammen.

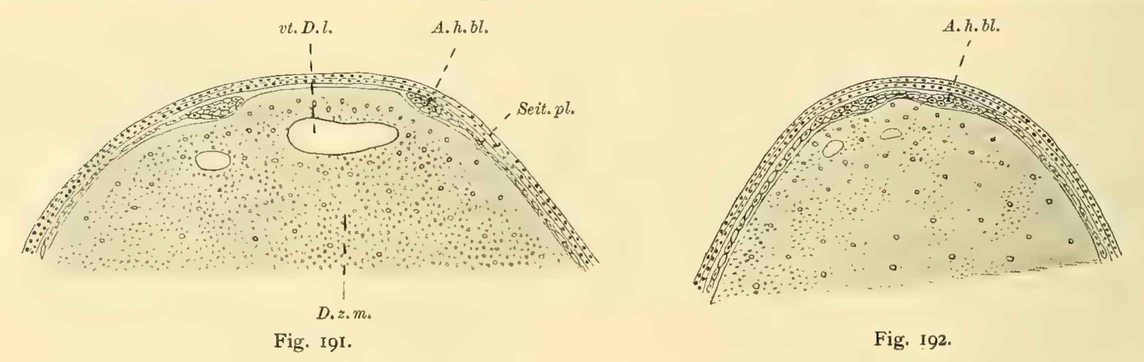


Fig. 191. Fig. 192.

Die seitlichen Abschnitte, die verdickten ventralen Randstreifen, wurden schon in einer früheren Entwickelungsphase, zugleich mit den zugehörigen Abschnitten des axialen Mesoderms (ca. 18 Dorsalsegmente) apponirt, der ventromediane Abschnitt hingegen wurde später angelegt und cranialwärts vorgeschoben. Er ist deshalb in seiner Differenzirung etwas zurück. In einem folgenden Schnitte (193) durch das mittlere Drittel des ventromedianen Mesodermabschnittes erscheint die in der Fortsetzung der Randstreifen gelegene Verdickung des peristomalen Mesoderms unpaar und erheblich geringer als im vorhergehenden Schnitte. Bei einem anderen Embryo waren auch in dieser Region leichte Verdickungen zu bemerken, die in ganz seichten, oberflächlichen Einsenkungen der Dotterzellenmasse gelagert waren (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 11 ×). — Viel deutlicher tritt diese paarige Anordnung der Randstreifen bei *Triton* hervor, deren verdickte Randstreifen (die sogenannten Blutzellenstränge) in Folge der durch die maximale Zusammenkrümmung des Embryos bedingten Verkürzung der

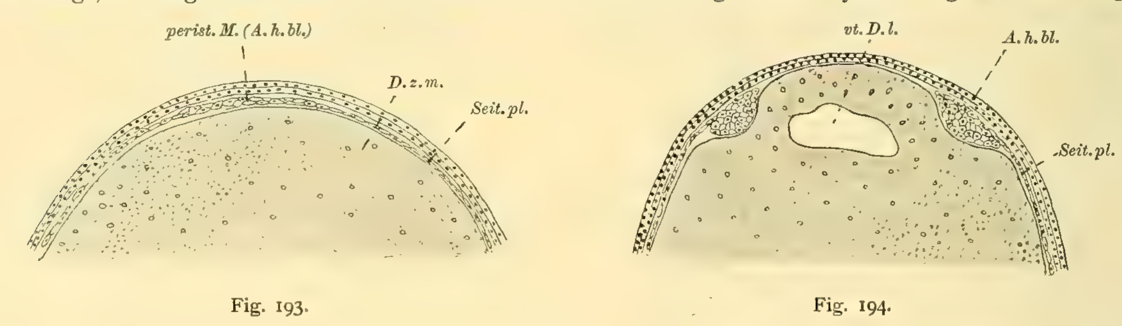


Fig. 193. Fig. 194.

Ventralseite viel kürzer und dicker sind als bei *Ceratodus*. Sie erscheinen deshalb auch tief in die Dotterzellenmasse eingegraben. Dies zeigt sich beim Vergleich des nebenstehenden Schnittbildes 194 mit einem correspondirenden Schnitte von *Ceratodus* (191). Deutlicher als bei *Ceratodus* kann man auch erkennen, wie sich der dünne, einschichtige Seitenplattenbezirk über den Blutzellenstrang medialwärts hinwegschiebt. Diese compacte, in die Dotterzellenmasse förmlich eingegrabene Zellmasse setzt dem Vordringen der Mesodermflügel bei *Triton* ein viel grösseres Hinderniss entgegen, als die mehr in die Länge gezogenen Randstreifen von *Ceratodus*. — Diese Verdickungen (*A. h. bl.*) lassen sich nun bei *Triton* in paariger Anordnung bis zum After verfolgen (vergl. Schnitt 195—197 linke Seite). Der letztere Schnitt zeigt ein asymmetrisches Verhalten. Auf der rechten Seite des

Schnittes weist das bereits vom Urmundrande abgelöste Mesoderm an seinem proximalen Rande nur eine ganz geringe Verdickung auf. Es ist dies jene Verdickung des Mesodermkeimes, die auch bei *Ceratodus* vorhanden ist und durch geraume Zeit, auch nach erfolgter Ablösung, noch Zellmaterial nachschiebt. Auf der linken Seite jedoch hat die zur Bildung der Blutzellenstränge führende Proliferation des Mesoderms von vorn her bereits auf dessen peristomalen Rand übergriffen. —

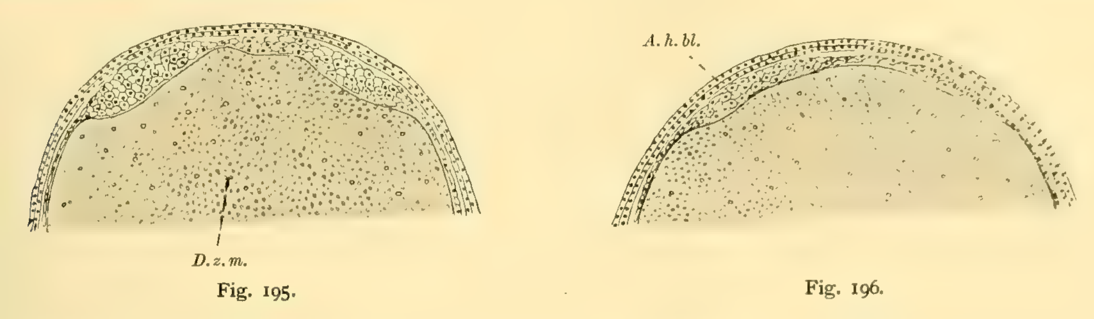


Fig. 195. Fig. 196.

Ein Medianschnitt durch das caudale Körperende eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 34½ (Textfig. 198) unterscheidet sich von dem Medianschnittbilde des Stadiums 32½ (Textfig. 146) vor allem durch die beträchtliche Verlängerung jener ektodermalen Falte, die sich zwischen der Schwanzknospe und dem After ausspannt. Ferner zeigt sich, dass die in früheren Stadien noch in der Flucht der leicht gekrümmten dorsalen Darmwand, bezw. des Chordablastems verlaufende Falte nunmehr in einem nahezu 90° betragenden Winkel gegen die Schwanzknospe abgesetzt ist. Es ist zur Bildung einer caudalwärts gerichteten, conisch begrenzten Ausladung gekommen, deren Ausguss in der Fig. 14, Taf. LIX/LX dargestellt ist. Diese Ausladung bildet das Lumen der in ihren übrigen, distalen Abschnitten soliden neurenterischen Verbindung, welche zwischen der Stammzone des Medullarrohres und dem Enddarme eingeschaltet erscheint. Soweit der Medianschnitt erkennen lässt, wird die ventrale Wand dieses Gebildes vom Ektoderm, die dorsale Wand vom Entoderm (proximal) und dem Chordablastem (distal) gebildet. Die ventrale, ektodermale Wand setzt sich am Scheitel der Schwanzknospe unmittelbar in die solide Stammzone des Medullarrohres fort.

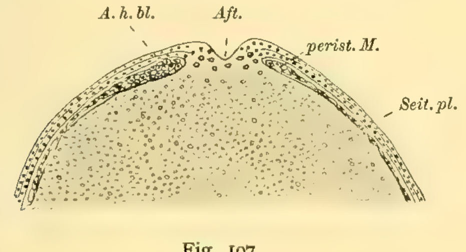


Fig. 197.

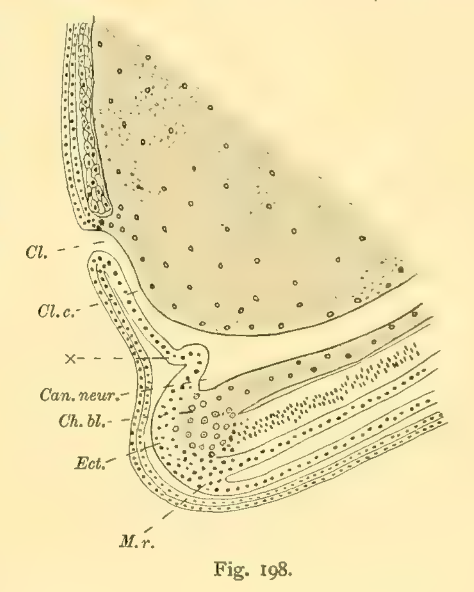


Fig. 198.

Proximal- bezw. ventralwärts biegt sie in jene quere Falte der hinteren Cloakenwand um, die, wie bereits oben gezeigt wurde (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 11), die Einmündungsstellen der noch soliden primären Harnleiter mit einander verbindet. Sie ist an der äusseren Oberfläche durch einen markanten Einschnitt gegen die ventrale, ektodermale Wand der neurenterischen Verbindung abgesetzt. Die ektodermale Cloakenwand biegt am hinteren dorsalen Rande des Afters in die zweischichtige Körperdecke um. — Vom ventralen Urmund bezw. Afterrande hatte sich das peristomale Mesoderm schon im Stadium 32 vollkommen abgelöst.

Vergleichen wir die Seitenansichten der terminalen Appositionszone von Embryonen aus den Stadien 33 und 34 (Taf. LVII/LVIII, Fig. 8 und 12), so fällt uns, abgesehen von der bereits oben vermerkten Veränderung in der Stellung der Mesodermkeime, auch eine erhebliche Verkürzung derselben auf. Die Appositionszone erscheint auf ein viel kleineres Areal zusammengedrängt. Am Medianschnitt besteht hinsichtlich des Chordablastems und des Medullarrohres dasselbe Verhalten. Die Grenzlinien zwischen den bereits gesonderten, bezw. apponirten Abschnitten dieser axialen Gebilde reichen viel weiter gegen den Scheitel der Appositionszone (Schwanzknospe) vor, als in früheren Stadien (vergl. Textfig. 198 mit 146). Das Lumen des Medullarrohres reicht schon bis ins Gebiet der Schwanzknospe vor, das Medullarrohr wird also bereits als solches, d. h. mit centraler Höhlung nach vorn apponirt. — Vergleicht man die Seitenansicht des auf Taf. LVII/LVIII, Fig. 12 abgebildeten Modelles mit dem Medianschnitte Textfig. 198, so gewinnt man bereits einen gewissen Einblick in die Lagebeziehungen der einzelnen Componenten der neurenterischen Verbindung. Im distalen soliden Abschnitte wird die dorsale Wand von dem Chordablastem, die seitliche Wand von dem axialen und peristomalen Mesodermkeim, die ventrale Wand vom Ektoderm der Prostomanaht gebildet. Das Chordablastem hängt also seitwärts mit den axialen Mesodermkeimen zusammen. Diese gehen nach vorn in die unansehnlichen peristomalen Mesodermkeime über. Ventral und distal ist zwischen den beiderseitigen Mesodermkeimen das Ektoderm der Prostomanaht eingeschoben. Am ausgehöhlten, proximalen Abschnitte der neurenterischen Verbindung (Canalis neurentericus) bildet das Entoderm die seitliche und die dorsale Wand. Da es fast unmöglich ist, von Embryonen dieses Stadiums übersichtliche Querschnittsbilder durch die Appositionszone der Schwanzknospe zu erhalten, so habe ich aus einer Anzahl von solchen einen Hohlschnitt durch das Appositionsgebiet reconstruirt (Textfig. 199), welcher die einzelnen Componenten dieses terminalen Keimbezirkes in ihrer Anordnung und gegenseitigen Lagerung erkennen lässt. Der Durchschnitt weist zwei Rohrabschnitte auf: die dorsale (zum Theil) ausgehöhlte Stammzone des Medullarrohres (am blinden Ende getroffen) und den ventralen, in seinem proximalen Abschnitte getroffenen Canalis neurentericus. Dieser würde, wenn er durchgängig wäre, am Scheitel der Schwanzknospe heberartig in das Medullarrohr umbiegen. Da der ideelle Schnitt schief durch den Eingang in den neurenterischen Canal gelegt ist, so zeigt er die beiden, zur Seite des dorsomedianen Chordablastems gelegenen axialen Mesodermkeime durch Entodermabschnitte von den peristomalen Ausläufern der sichelförmig gestalteten Mesodermursprungszone (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 12) getrennt. Zwischen den letzteren bildet das Ektoderm der Prostomanaht den Boden des neurenterischen Canales. Etwas weiter distal würde das Entodermfeld verschwinden und der Mesodermkeim die ganze Seitenwand des neurenterischen Canales einnehmen. Am Scheitel der Schwanzknospe würden die Mesodermkeime unmittelbar in das Ektoderm der Prostomanaht übergehen. In dieser Anordnung repräsentirt sich also die terminale Appositionszone der Schwanzknospe. Von hier aus wird das Neuralrohr, die Chorda, das axiale Mesoderm und zugleich mit diesem die ventralen Randstreifen der Mesodermflügel des Schwanzes und zwischen diesen die solide Verlängerung des neurenterischen Stranges, der Verbindung zwischen dem Medullarrohr und dem Enddarm nach vorn apponirt. Letzterer wird dorsal und seitlich vom Entoderm der terminalen Appositionszone, ventral vom Ektoderm des inneren Blattes der Prostomanaht producirt. Dies zeigt ein Blick auf die Seitenansicht eines älteren Stadiums — Taf. LVII/LVIII, Fig. 13, 14. Vom dorsalen Afterrande zieht sich also zunächst durch die hintere Wand der Cloake, dann in der ventralen Wand des neurenterischen Canales (Stranges) ein ektodermaler Zellstreifen durch das Schwanzgebiet, bis an den Scheitel der Schwanzknospe, woselbst er in die dorsale Wand des Neuralrohres umbiegt.

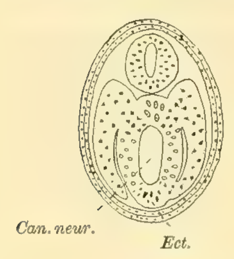


Fig. 199.

Die Veränderungen, welche sich in dieser Entwickelungsphase am caudalen Körperende vollzogen haben, sind alle in letzter Linie durch das Zurückweichen der terminalen Appositionszone bedingt. Diese

Bewegung setzt schon im Stadium 30 ein; der Medianschnitt der Textfig. 88 zeigt bereits die ersten Phasen dieses Processes. Hierbei haben wir jedoch die Vorgänge, die sich vor Erreichung der relativen Rumpflänge, also zur Zeit der Streckung des Embryos abspielen, streng von den Vorgängen zu unterscheiden, welche die Schwanzbildung einleiten. Wir wollen, ehe wir die letzteren ins Auge fassen, auf die ersteren nochmals in Kürze zurückkommen.

Es wurde oben gezeigt, wie sich bei *Ceratodus* — und dasselbe ist auch bei Urodelen der Fall — die terminalen, in der Nachbarschaft des Blastoporus auslaufenden Abschnitte der Medullarwülste so dicht zusammenschieben, dass die terminale Stammzone des Medullarrohres solide erscheint. Die äussere, ektodermale Körperdecke spaltet sich also von der dorsalen Nahtstelle einer soliden Stammzone des Medullarrohres ab, die nach vorn fortwährend neue Abschnitte des Medullarrohres apponirt. Dieser Process der Erhebung und vollständigen Vereinigung der Ektodermwülste schreitet nun bis an die dorsalen und dorsolateralen Urmundränder fort, wodurch es zur Bildung einer Prostomanaht kommt, die den Abschluss der Medullarnaht bildet. — Würden sich die Medullarwülste und im unmittelbaren Anschluss an sie die dorsolateralen Urmundränder — soweit sie vom Ektoderm gebildet werden — nur mit ihren Firsten an einander legen und verschmelzen, dann käme es bei *Ceratodus* ebenso wie bei den Anuren zur Bildung eines Canalis neurentericus (vergl. Textfig. 88a und b). Der so entstandene prostomale Rohrabschnitt ist bei seiner ersten Anlage ganz kurz und bildet den Abschluss des Medullarrohres gegen die Urdarmhöhle hin. Seine Wandung wird allseits nur vom Ektoderm gebildet. So erscheint der ursprüngliche einheitliche Urmund durch die Connascenz seiner dorsolateralen Ektodermabschnitte (Prostomanaht) in eine ventrale und dorsale Oeffnung zerlegt. Die erstere wird zum After, die letztere repräsentirt das Lumen des noch ganz kurzen neurenterischen Canales. Am Ende der Prostomanaht, deren beide Blätter, die dorsale Wand des neurenterischen Canales und die äussere Körperdecke, sich allmählich von einander lösen, biegen diese in einander um, und die Umschlagsstelle bildet die dorsale Begrenzung des Afters. Der freie Rand des Umschlages liegt in der Ebene, in welcher sich das Ektoderm in das Chordablastem (dorsal), in die axialen Mesodermkeime (dorsolateral) und in das peristomale Mesoderm (übrige Randabschnitte des Urmundes) umschlägt. Diese (inneren) Componenten des Urmundrandes sind also bei der Bildung des neurenterischen Canales demselben zwar unmittelbar benachbart, gehören ihm jedoch nicht an, denn derselbe wird ausschliesslich vom Ektoderm begrenzt. Es würde sich also empfehlen, mit Rücksicht auf diese Verhältnisse schon im axialen Keimbezirke der Blastula das Neuralfeld vom Chordablastem und den axialen Mesodermkeimen durch eine ganz schmale neurenterische Zone abzugrenzen, die bei der Invagination in den Urmundrand zu liegen kommt (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1 *n.e.Z.*). — In dieser, seiner ursprünglichen Form ist der Canalis neurentericus nichts anderes als der von seinen dorsolateralen Ektodermabschnitten überwölbte dorsale Urmundrand. Die Oeffnung des Canales in das Urdarmlumen erfolgt in der Ebene des Ektodermumschlages.

In dieser seiner ursprünglichen Form bleibt der Canalis neurenticus nahezu unverändert erhalten, bis die relative Rumpflänge erreicht ist. Bei der in dieser Periode der Längenentwickelung erfolgenden Streckung des Körpers weicht nun die terminale Appositionszone, der dorsale axiale Keimbezirk, immer weiter dorsalwärts zurück, während die durch die Dotterzellenmasse in ihrer freien Entfaltung behinderte ventrale Urmund-(After-)lippe nahezu stationär bleibt oder zum mindesten nicht gleichen Schritt hält. Es ergeben sich nun hinsichtlich des Verhaltens der terminalen Appositionszone zweierlei Möglichkeiten, wobei es zunächst ohne Belang ist, ob der Canalis neurentericus durchgängig oder obliterirt ist. Die eine, bei *Ceratodus* realisirte Möglichkeit besteht darin, dass das distale Ende der Prostomanaht, die Stelle, wo die hintere Wand des neurenterischen Canales in die ektodermale Körperdecke umbiegt und den dorsalen Afterrand bildet, ihre Entfernung vom ventralen Afterrande relativ beibehält. In diesem Falle wird sich dieser Umschlag beim Zurückweichen der terminalen Appositionszone allmählich verlängern, es wird beim Bestehen eines Canalis neurentericus ein Verhalten eintreten,

welches in der Textfig. 200a dargestellt ist (vergl. Schnittbild Fig. 146). Das innere Blatt der so entstandenen Falte bildet von der Einmündungsstelle der primären Harnleiter weg die hintere Wand der Cloake und biegt unter fast rechtem Winkel in die distale Wand des neurenterischen Canales um. Der neurenterische Canal selbst wird durch diese Faltenbildung nicht verlängert, dieselbe betrifft lediglich die Umschlagsstelle. In der Gestaltung dieses Canales macht sich beim weiteren Zurückweichen und der Entfaltung der terminalen Appositionszone nur insofern eine Veränderung bemerkbar, als an der dorsalen Urmundlippe, bezw. der proximalen, axialen Wand des Canales der Umschlag des Ektoderms in die Urdarmwand sich etwas aus der ursprünglichen Ebene des Einganges in den Canal dorsalwärts erhebt. Die dorsale Urmundlippe drückt sich gewissermaassen in den Canal hinein. Auf diese Weise gewinnt die Urdarmwand (das Chordablastem und die Mesodermkeime) Antheil an der Begrenzung des neurenterischen Canales, welcher bei seiner ersten Anlage die Umschlagsebene des Ektoderms nicht nach innen überschreitet, also ausschliesslich vom Ektoderm begrenzt ist. Im Uebrigen ist seine Anordnung dieselbe geblieben. — Die zweite Möglichkeit besteht nun darin, dass das distale Ende der Prostomanaht, die dorsale Afterwand, mit der terminalen Appositionszone zurückweicht. Dann kommt jene ektodermale

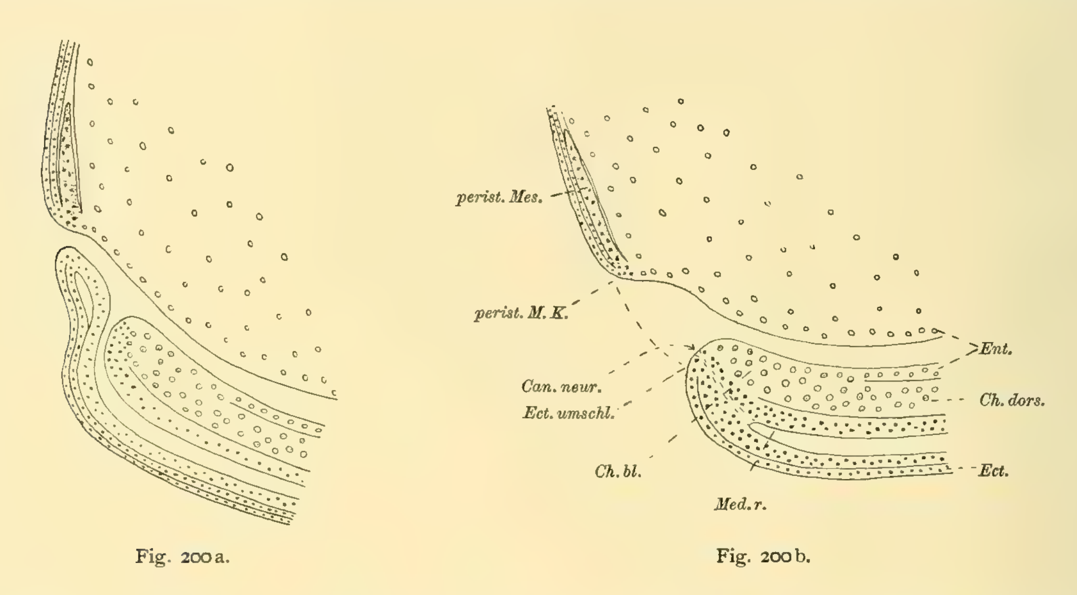


Fig. 200a. Fig. 200b.

Falte nicht zur Ausbildung, der Urmund-after würde dann zu einer klaffenden, sagittal gestellten Spalte verlängert werden, gleichviel, ob der Canalis neurentericus durchgängig ist oder nicht (Textfig. 200b *Can. neur.*). Die Seitenränder dieser Spalte würden vor und nach der Ablösung des peristomalen Mesoderms das in den Textfigg. 58, 89, bezw. 147 dargestellte Verhalten zeigen. Dann könnte nachträglich, so wie z. B. bei den Selachiern, durch eine Connascenz der ektodermalen Ränder der Spalte das normale Verhalten (vergl. Textfig. 146) zu Stande kommen. Es wird also in dem in Textfig. 200b dargestellten Zustand eine Spaltbildung vorliegen. — In allen diesen Fällen ist der behindernde Einfluss der Dotterzellenmasse auf die Entfaltung der ventralen und seitlichen Rumpfwand, insbesondere der Darmwand das bestimmende Moment für die Gestaltung der Aftergegend. Würde die Dotterzellenmasse nicht vorhanden sein, dann könnten auch die einzelnen Componenten der ventralen Rumpfwand (das epitheliale Ektoderm, Entoderm und das Mesoderm) mit dem Wachsthum der dorsalen Urmundlippe, bezw. der Appositionsthätigkeit des terminalen, dorsalen, axialen Keimbezirkes gleichen Schritt halten, dann würde der ventrale Afterrand bei relativ gleich bleibendem Afterumfang stets der terminalen Appositionszone gegenüberliegen, dann käme es — so wie beim ***Amphioxus*** — auch nicht zu einer Einkrümmung der Körperaxe. Ein derartiger Zustand ist im nebenstehenden Schema Textig. 201a

dargestellt. Der Urmundrand — im Medianschnitt die ventrale und dorsale Urmundlippe, bezw. die axiale Wand des neurenterischen Canales — liegt in einer Transversalebene. Der ganz kurze Canalis neurentericus (zwischen den beiden Verweisstrichen gelegen) bildet den distalen Abschluss des Medullarrohres. Das punktirte Feld giebt die Ausdehnung des axialen Mesodermkeimes an, an welchen sich unmittelbar der peristomale Mesodermkeim anschliesst. Die Pfeile geben die Richtungen an, in denen das peristomale, das axiale Mesoderm, das Entoderm, die Chorda und das Medullarrohr vom axialen Keimbezirke aus nach vorn apponirt werden.

So ist denn in der That die Ausbildung jener ektodermalen, zwischen dem Canalis neurentericus und dem dorsalen Afterrande ausgespannten Falte, deren inneres Blatt die hintere Wand der Cloake liefert, eine Erscheinung, die durch das ungleiche Vorwachsen der beiden Urmundlippen bedingt wird. Diese Erscheinung wird in letzter Linie durch die Ansammlung der Dotterzellenmasse hervorgerufen. Sie ist solange ein atypischer Vorgang, als die relative Rumpflänge noch nicht erreicht ist, d. h. der terminale axiale Keimbezirk die Axenorgane des Körpers noch nicht in einer Ausdehnung nach vorn zu apponirt hat, die der relativen Rumpflänge entspricht. Bis zu diesem Zeitpunkt sollte bei unbehindertem Wachsthum die ventrale und seitliche Rumpfwand bei ihrem vorwiegend intussusceptionellen Wachsthum mit der Appositionstätigkeit der dorsalen Lippe gleichen Schritt halten. —

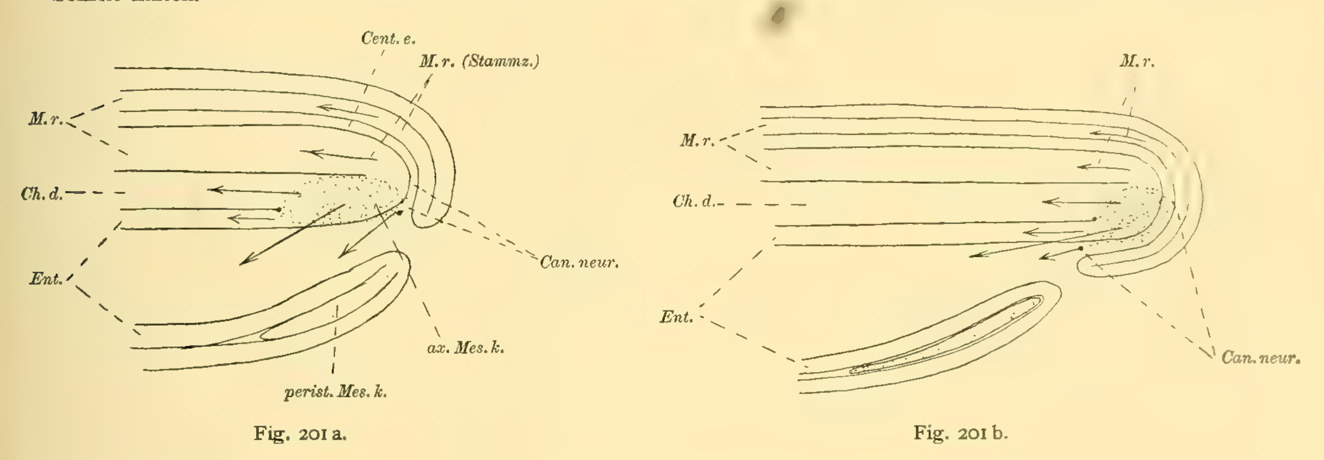


Fig. 201 a. Fig. 201 b.

Die relative Rumpflänge ist nun, wie schon oben erwähnt wurde, im Stadium 33 bereits erreicht. Die weitere Längenentwickelung führt zur Bildung des Schwanzes. Dieser Vorgang ist dadurch charakterisirt, dass die terminale Appositionszone — das Derivat der dorsalen Urmundlippe — sich selbständig entfaltet, d. h. nach vorn die Axengebilde apponirt, ohne dass die ventralen und seitlichen Urmund-(After-)abschnitte weiter caudalwärts vorrücken. Der ventrale Afterrand bleibt von nun an unter allen Umständen stationär, das Flächenwachsthum der ventralen Rumpfwand hat relativ seinen Abschluss erfahren. Nun tritt auch bei solchen Formen, deren ventrale und seitliche Urmundabschnitte während der Ausbildung des Rumpfes mit der dorsalen Wachsthumszone gleichen Schritt gehalten haben — so z. B. beim *Amphioxus* —, jenes Verhalten ein, welches bei *Ceratodus* in Folge des behindernden Einflusses der Dotterzellenmasse schon zur Zeit der Anlage des Rumpfes besteht. — Versuchen wir es also, die Befunde, die sich im letzten Entwickelungsstadium am hinteren Körperende ergeben haben, in das Schema der Textfig. 201 a, b einzutragen. Hierbei haben wir uns vor allem die Wirkungen zu vergegenwärtigen, die das definitive Stationärbleiben des seitlichen und ventralen Urmund-(After-) randes auf die in steter Bewegung begriffene terminale Appositionszone ausüben muss. Diese beiden Kräfte wirken einander direct entgegen. Die stete Appositionsthätigkeit des axialen Keimbezirkes zwingt diesen, immer

weiter caudalwärts zurückzuweichen. Diese axiale Appositionszone wird von der dorsalen Urmundlippe begrenzt, welche (auch durch die peristomalen Mesodermkeime) mit den stationär bleibenden seitlichen Randabschnitten in Verbindung steht. Bleiben nun diese Abschnitte stationär, so wird dadurch die dorsale Appositionszone in ihrem Zurückweichen unmittelbar behindert, ja am Anfang direct aufgehalten. Diese dorsolateralen Urmundrandabschnitte, in denen die peristomalen Ausläufer der Mesodermkeime enthalten sind, bilden schon vom Beginne der Längenentwickelung an das distale Ende der Appositionszone, die, solange die Längenentwickelung unbehindert vor sich gehen konnte, d. h. die ventralen und seitlichen Abschnitte der Gastrula mit der Dorsalseite gleichen Schritt hielten, in ihrer Anordnung keine Veränderung erlitt. So zeigt also die terminale Appositionszone bei Beendigung der relativen Längenentwickelung des Rumpfes im Wesentlichen dieselbe Gestaltung, wie zu Beginn der Längenentwickelung. (Dies wird bei *Ceratodus* durch jene compensatorische Veränderung zur Zeit der Streckung ermöglicht.) Nun aber, bei Beginn der Schwanzentwickelung, muss sich die terminale Appositionszone dem ihrem Zurückweichen entgegenwirkenden Widerstande in ihrer Gestaltung anpassen und denselben zu überwinden suchen. Die dorsolateralen Abschnitte der terminalen Appositionszone, welche die peristomalen Ausläufer der Mesodermkeime enthalten, sind vorübergehend zu einem punctum fixum geworden. Indem sie nach vorn die Axengebilde apponiren, werden sich die einzelnen Componenten des axialen Keimbezirkes zunächst gewissermaassen in sich selbst zusammendrängen, dann aber über den Widerstand (das punctum fixum) hinweg sich caudalwärts vorschieben. Dabei vollzieht sich in den beiden Mesodermkeimen jene Materialumlagerung, die in deren Begrenzung so deutlich zum Ausdrucke kommt. Es wurde bereits oben auf diese Verhältnisse kurz hingewiesen. Das Schema Textfig. 201 b soll sie verdeutlichen. In diesem Schema ist der Durchschnitt durch die axialen Mesodermkeime punktirt eingetragen. Ihr ursprüngliches vorderes und hinteres Ende war im Schema der Textfig. 201 a durch grössere Punkte angegeben. Sehen wir nun zu, wie sich die Stellung dieser Punkte verändert hat. Der distale Punkt, welcher dem peristomalen Ausläufer entspricht, ist annähernd stationär geblieben. Der proximale Punkt aber, welcher dem vorderen Ende des axialen Bezirkes entsprach, hat sich über den distalen hinweg zugleich mit dem hinteren Ende der Grenzlinie zwischen der Chorda und dem Entoderm vorgeschoben. Die ursprünglich ventrale (dem Urdarmlumen zugekehrte) Längsseite wurde erheblich verkürzt, während die distale, dem Urmundrande angehörige Schmalseite bedeutend vergrössert wurde. Es ist begreiflich, dass der Mesodermkeim, welcher dem punctum fixum am nächsten liegt, in seiner Gestaltung eine eingreifendere Veränderung erfährt als das dorsomediane Chordablastem. Dieses erscheint wohl etwas verkürzt, hat aber seine Axe unverändert beibehalten. Dasselbe gilt von der Stammzone des Medullarrohres.

Diese Veränderungen haben den bei seiner ersten Anlage ganz schmalen und vom Ektoderm begrenzten Canalis neurentericus in seiner Anordnung und Gestaltung erheblich beeinflusst. Die Urdarmwand hat sich gewissermaassen in den Canalis neurentericus hineingedrängt und die anfänglich ganz schmale, kurze Prostomanaht zu erheblicher Verlängerung veranlasst (vergl. den in den beiden Schemata a und b von den gestrichelten Linien eingefassten Bezirk). Dagegen blieb der zwischen dem Chordablastem und der Neuralplatte gelegene Abschnitt der neurenterischen Zone unbeeinflusst, diese hat sich relativ nicht verändert. Die axiale, dorsale Wand des neurenterischen Kanales wird nun zum grössten Theile vom Chordablastem eingenommen, welches sich schon im Stadium 34 vollständig in das Gebiet des neurenterischen Kanales vorgedrängt hat. Die während der Längenentwickelung des Rumpfes mit dem Chordablastem in der flachen Wölbung der Urdarmwand eingeschalteten axialen Mesodermkeime haben sich in die Seitenwand des neurenterischen Kanales eingedrängt und biegen nun in kleinem Radius in die dorsale Wand des neurenterischen Kanales (das Chordablastem) um. Durch dieses ganz allmählich erfolgende Vordrängen der dorsalen Componenten der Urdarmwand wurde nun die Prostomanaht (bezw. deren beide von einander schon längst gelöste Blätter) zur Verlängerung angeregt.

Sie schiebt sich nun trennend zwischen die beiden Mesodermkeime ein und bildet so den Boden des neurenterischen Kanales. Jener ektodermale Ring, welcher diesen Kanal bei seiner ersten Anlage umschloss, ist noch erhalten, er scheidet — gerade so wie an der dorsalen anfangs frei liegenden Urmundlippe — die Stammzone des Neuralrohres vom Chordablastem und den axialen Mesodermkeimen. (Die peristomalen Ausläufer der letzteren erscheinen nun in Folge der oben beschriebenen Materialumlagerung von der Stammzone des Medullarrohres weiter entfernt als zur Zeit der Längenentwickelung des Rumpfes.) Das distale, am Scheitel der Schwanzknospe gelegene Schluss- oder Nahtstück des neurenterischen Ringes hat seine Beziehungen zum Afterrande nicht aufgegeben und erscheint nun zu jenem ektodermalen Zellstreifen ausgezogen, welcher die ventrale Wand des neurenterischen Kanales bildet. Am dorsalen Afterrande biegt es nach wie vor in die ektodermale Körperdecke, das äussere Blatt der Prostomanaht, um.

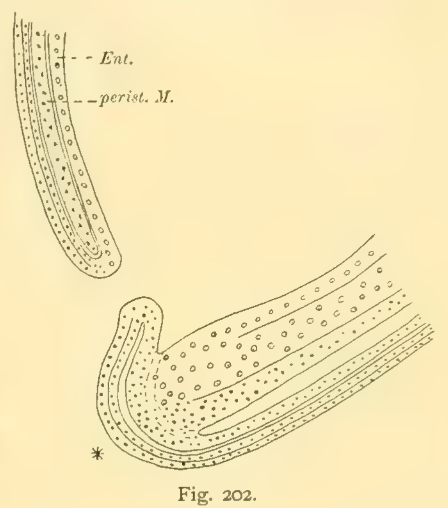
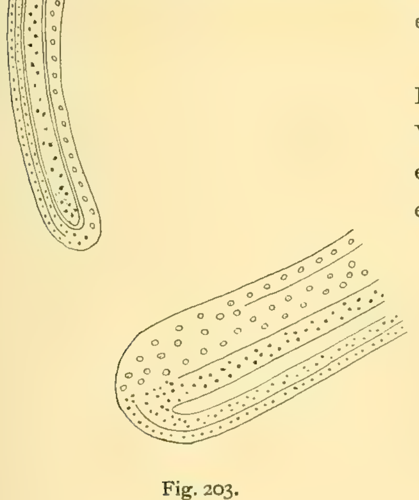


Fig. 202.

Dem nebenstehenden Schema der Textfig. 202 liegt die Textfig. 198 zu Grunde, unter der Annahme, dass die Ventralseite bis zur Beendigung der relativen Längenentwickelung des Rumpfes mit der Dorsalseite gleichen Schritt gehalten und jene proximale Verlängerung des distalen Umschlages der Prostomanaht (die hintere ektodermale Cloakenwand) nicht zur Ausbildung gekommen sei. An diesem Schema kommen beim Vergleiche mit der Textfig. 200a die Veränderungen der median gelegenen Wandabschnitte deutlich zum Ausdrucke. Solange die Rumpflänge relativ noch nicht erreicht ist, bleibt der Rand der terminalen Wachsthumszone der ventralen After-(Urmund-)lippe zugewendet. Dieses Lageverhältniss ändert sich in dem Momente, als die dorsale Appositionszone sich bei der Anlage der Axengebilde des Schwanzes in tangentialer Richtung vorschiebt und ihr freies Ende sich immer mehr von der ventralen Afterlippe entfernt und abwendet. Die Prostomanaht tritt nun mit der dorsalen Urdarmwand in eine Winkelstellung. Ihr Uebergang in die Stammzone des Medullarrohres erfolgt unter allen Umständen gegenüber dem distalen Ende der terminalen Appositionszone, am Scheitel der Schwanzknospe (in der Abbildung mit einem * bezeichnet).

Eine zweite Möglichkeit des Ausgleiches der bei der Zunahme der Körperlänge immer grösser werdenden Wachsthumsdifferenz zwischen Ventral und Dorsal besteht nun — ebenso wie dies für die Längenentwickelung des Rumpfes bei verzögerter Entfaltung der Ventralseite erörtert wurde — darin, dass der Umschlag der Prostomanaht zugleich mit der terminalen Appositionszone zurückweicht, die dann in ihrer Gestaltung und Zusammensetzung unverändert bleibt. Dann kommt es an der Ventralseite der Schwanzknospe zur Bildung einer Urmundspalte (vergl. Schema Textfig. 203 und Querschnitt Textfig. 204). Im Grunde der Spalte liegt dann das Chordablastem frei. Die


Fig. 203.

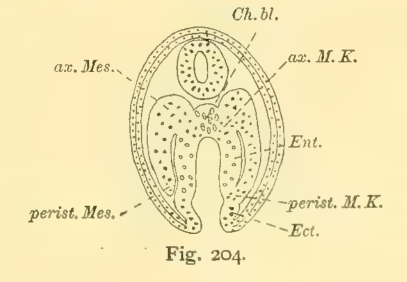
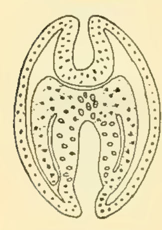
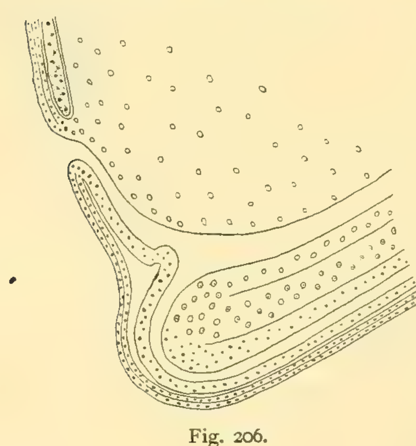


Fig. 204.

Divergenz der beiden After- bezw. Urmundränder tritt dann am Medianschnitt deutlich in Erscheinung. Ursprünglich war das Chordablastem der ventralen Urmundlippe mit seiner distalen Schmalseite, nun ist es ihr mit seiner ventralen Längsseite zugekehrt. Der Canalis neurentericus — gleichviel ob er durchgängig ist oder nicht — würde in seiner ursprünglichen Anordnung am distalen Körperende erhalten und allseits vom Ektoderm begrenzt sein. In die seitlichen Ränder der Afterspalte würden im Bereiche der Appositionszone die peristomalen Mesodermkeime eingeschaltet sein. Genau so wie im Schnitt 147 würde sich ferner das Ektoderm des Urmundrandes lippenförmig vorwölben. Bei einer nachträglichen, im Anschlusse an die Prostomanaht erfolgenden Connascenz der Ränder würde das Verhalten des Schnittes Textfig. 199 resultiren, die Prostomanaht würde sich ventral- und proximalwärts verlängern und die ventrale Wand der auf diese Weise ebenfalls proximalwärts bis zur Afterregion verlängerten neuroenterischen Verbindung zu Stande kommen. — Würde auch die Vereinigung der Medullarwülste in einer späteren Entwickelungsphase erfolgen, dann würde ein Zustand resultiren, der in Textfig. 205 dargestellt ist. Jene ventrale Längsrinne würde an der Schwanzspitze in die dorsale Medullarrinne übergehen. Durch eine Connascenz der Medullarwülste und der in ihrer unmittelbaren Fortsetzung gelegenen ektodermalen Lippen der ventralen Urmund- oder Afterspalte käme dann secundär das in Textfig. 199 dargestellte Verhalten zu Stande, welches bei *Ceratodus* auf der Ventralseite ohne jegliche Verwachsungsprocesse in die Erscheinung tritt.


Fig. 205.

In diesen beiden Fällen (Textfig. 204 und 205, von denen der letztere dem Verhalten der Selachierembryonen nach erfolgter axialer Naht der Caudallappen entspricht) würde der Canalis neurentericus nicht als Rohr, sondern als ventral geöffnete Rinne nach vorn zu apponirt und entsprechend dem Fortgange der Längenentwickelung des Schwanzes verlängert werden. Die dorsale und seitliche Wand der Rinne würde vom Entoderm, der freie Rand vom Ektoderm gebildet werden. Der peristomale Mesodermkeim verbleibt (in späteren Stadien) der terminalen Appositionszone, das Mesoderm wird von dieser aus zugleich mit den übrigen Gebilden des Schwanzes nach vorn apponirt. Solange also auf diese Weise die dorsolateralen Urmundränder verlängert werden und, zwar in einem Maasse, welches dem Zurückweichen der terminalen Appositionszone entspricht, bleibt die letztere in ihrer ursprünglichen Gestaltung erhalten. Der axiale Mesodermkeim bewahrt also die im Schema der Textfig. 201 dargestellte Anordnung. Das mechanische Moment zu dessen Umlagerung ist noch nicht gegeben. Wenn sich diese Verhältnisse nicht ändern, dann bleibt dieser Zustand bis zur Beendigung des relativen Längenwachsthums des Rumpfes erhalten. Sobald aber die Randabschnitte des Urmundes — etwa nach erfolgter proximaler Verlängerung der Prostomanaht — im Wachsthum zurückbleiben, dann ist die oben beschriebene Umlagerung der terminalen Appositionszone die unausbleibliche Folge.


Fig. 206.

Da nun aber bei *Ceratodus* die ventrale Urmund- bezw. Afterlippe schon während der Anlage des Rumpfes in Folge des behindernden Einflusses der Dotterzellenmasse im Wachsthum zurückbleibt, so erscheint schon sehr frühzeitig das bedingende Moment zur Entstehung der vorbesprochenen Bildungen gegeben. — Es wird daher — wie dies unter normalen Verhältnissen der Fall ist — das distale Ende der Prostomanaht durch die Entstehung jener ektodermalen Falte, welche die hintere Wand der Cloake bildet, erheblich proximalwärts verlängert. Hierbei ist es ganz ohne Belang, ob der Canalis neurentericus durchgängig ist oder nicht. Letzteres bildet, wie oben dargestellt wurde, bei *Ceratodus* die Regel (vergl. Textfig. 198 mit 206). Würde bei abnormalem Geschehen das distale Ende der Prostomanaht bezw. der

Umschlag der hinteren Wand des neurenterischen Canales in die ektodermale Körperdecke zugleich mit der terminalen Appositionszone zurückweichen und die seitlichen Urmundränder sich verlängern, dann würde auch die caudale Urmund- oder neurenterische Spalte viel weiter ins Rumpfgebiet vorragen (vergl. Textfig. 207 zwischen + und *). Noch viel eingreifender wären die Veränderungen, wenn sich, wie in dem auf Textfig. 205 und 208 dargestellten Falle, die Medullarwülste erst verhältnissmässig spät schliessen würden. Dann würde die terminale Appositionszone sehr lange ihre ursprüngliche Gestalt der dorsalen Urmundlippe beibehalten, der hintere Körperabschnitt wäre von einer ventralen Längsrinne durchzogen, die sich an seinem Ende in die Medullarrinne umbiegt. In der Regel erfolgt die Prostoma- oder neurenterische Naht, welche diesen Zustand secundär in das normale Verhalten überführt, im Anschlusse an die Medullarnaht. Dass dies jedoch nicht unbedingt so sein muss, beweist eine von SCHWARZ (1898) bei *Rana* beobachtete Varietät, welche die neurenterische Naht von der Medullarnaht isolirt zeigt (p. 218, Fig. VII). Bei einem Selachier wäre dies allerdings in Folge der flachen Ausbreitung der Caudallappen nicht möglich.

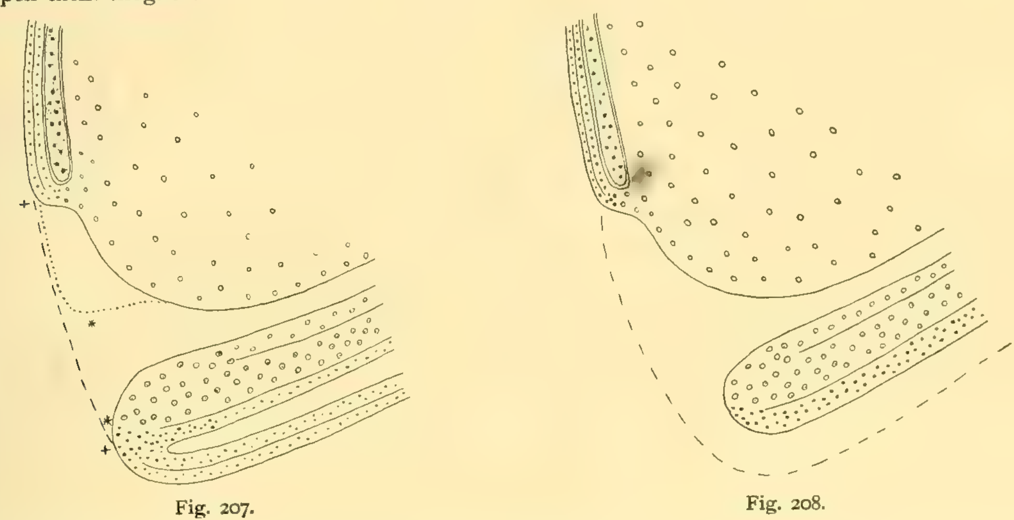


Fig. 207. Fig. 208.

Bei der Erörterung der morphologischen Bedeutung des neurenterischen Canales haben wir das Verhalten dieser Bildung vor und nach Beendigung der relativen Längenentwickelung des Rumpfes zu berücksichtigen. Bis zu diesem Moment behält der Canal im Wesentlichen die Anordnung bei, die er bei seiner ersten Anlage aufweist. Sein Auftreten, d. h. die Vereinigung der dorsolateralen Abschnitte des ektodermalen Urmundrandes, die Bildung der Prostoma- oder neurenterischen Naht, leitet die Umwandlung des Urmundes in den After ein. Die seitlichen und ventralen Randabschnitte des Urmundes können nach erfolgter Ablösung des peristomalen Mesoderms als After- oder Cloakenränder gelten. Mit der Bildung der Prostomanaht erhält auch das Medullarrohr seinen hinteren Abschluss. Solange der neurenterische Canal nicht angelegt ist, wird die dorsale Wand des Urmundes (Afters) vom Chordablastem und dem Neuralrohr begrenzt, es besteht also keine dorsale Afterwand, die Continuität des Afterrandes erscheint unterbrochen und auch die Differenzirung der mesodermalen Hilfsapparate des Afters gestört. So besteht also in der Bildung des ektodermalen, dorsalen Afterrandes und in der Sonderung des axialen Keimbezirkes, der terminalen Appositionszone vom Urmund- bezw. Afterrande die ursprüngliche morphologische Bedeutung des neurenterischen Canales. — Solange nun die Ventralseite mit der Dorsalseite bei der Verlängerung des Körpers gleichen Schritt hält, bleibt der Canal ganz kurz, er wird gewissermaassen nicht weiter beansprucht. Die Umwandlung des Urmundes in den After hat sich vollzogen, und so würde bei schwanzlosen Formen der Canal nach seiner Obliteration keine wesentlichen Formveränderungen erfahren. — Kommt es aber zur Bildung eines Schwanzes, zu einer einseitigen Weiterentwickelung

der Dorsalseite, dann fällt dem Canalis neurentericus die wichtige Aufgabe zu, in der sich nun ergebenden und immer grösser werdenden Wachsthumsdifferenz zwischen Ventral-lateral und Dorsal, gewissermaassen eine vermittelnde Rolle zu spielen. Die terminale Wachsthums-Appositionszone sucht sich vom behindernden Einflusse der stationär bleibenden Abschnitte des Urmund-(After-)randes frei zu machen und bedient sich dabei des neurenterischen Canales gewissermaassen als Auskunftsmittel, als Mittel zum Zweck. Dieser Canal wird, wie sein Name so treffend bezeichnet, zum Bindeglied zwischen ventral und dorsal, er wird beim weiteren Vorrücken bezw. Zurückweichen der Schwanzknospe immer mehr und mehr verlängert. Dies kann, wie oben gezeigt wurde, auf verschiedene Weise erreicht werden, mit und ohne Connascenzerscheinungen — das Resultat ist dasselbe — eine neurenterische Verbindung. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Art und Weise, wie bei *Ceratodus* die Gestalt des Afters bei dem einseitigen Vorschieben der terminalen Appositionszone beibehalten wird — abgesehen von den Vorgängen während der Längenentwickelung des Rumpfes — dem phylogenetischen Processe der Schwanzbildung viel eher entspricht, als die nachträglichen Verwachsungen der Ränder einer caudalwärts verlängerten Urmundspalte, an deren caudalem Ende noch ein dorsaler Rest des Urmundes in Thätigkeit bleibt.

Anfänglich, bei seiner ersten Anlage, ist also der neurenterische Canal ein ganz schmaler, vom Ektoderm des dorsalen und dorsolateralen Urmundrandes gebildeter Ring (I. Phase), dann drängt sich in ihm beim Beginne der Längenentwickelung des Schwanzes die Urdarmwand der dorsalen Appositionszone allmählich in ihrer ganzen Ausdehnung ein, so dass der Canal nun einen Abschnitt dieser Zone repräsentirt (II. Phase) und nun sich durch Apposition nach vorn verlängert (III. Phase). Auf diese Weise spinnt also gewissermaassen die terminale Appositionszone zwischen sich und den seitlichen, stationär bleibenden, durch die Prostomanaht mit einander vereinigten Urmundrändern bis zur Beendigung der Längenentwickelung des Schwanzes ein Bindeglied aus, welches ihr das freie Zurückweichen ermöglicht. Dabei ist es im Wesentlichen ohne Belang, ob dieses Bindeglied nun rohr-, strang- oder rinnenförmig gestaltet ist. Die Bedingung für ein freies Zurückweichen ist, dass es gleichzeitig und in gleicher Ausdehnung mit den Axengebilden des Schwanzes apponirt wird. Wie noch später gezeigt werden wird, verfällt diese neurenterische Verbindung allmählich in craniocaudaler Richtung vom Enddarm aus der Rückbildung. — Sie hat sozusagen ihre Rolle ausgespielt und ist überflüssig geworden. — So erscheint also die Ausbildung und Gestaltung des Canalis neurentericus in den drei Phasen seines Bestehens als ein durchaus einheitlicher Vorgang, der die Sonderung der dorsalen Appositionszone von den seitlichen Urmundrändern einleitet, durchführt und vollendet. Demgemäss ist auch der Canal selbst, das Bindeglied, als eine einheitliche Formation zu betrachten. Jener ektodermale Zellstreif, das innere Blatt der Prostomanaht bildet einen integrirenden Bestandtheil seiner ventralen Wand. Er lässt sich in letzter Linie auf jene schmale neurenterische Ektodermzone zurückführen, die schon bei Beginn der Gastrulation die Neuralplatte von der Urdarmwand, speciell den Mesodermkeimen sondert. — Diese Umstände veranlassen uns nun, von der bisherigen Gepflogenheit, die in Rede stehende Bildung nur in ihrem distalen, im Bereiche der Appositionszone gelegenen Abschnitte als Canalis neurentericus, in ihrem proximalen, apponirten Abschnitte aber als Schwanzdarm zu bezeichnen, abzukommen. Der Ausdruck Schwanzdarm erweckt nämlich den Eindruck, als würde es sich um eine distale, caudale Fortsetzung des Enddarmes handeln, der in seinem Bau und seiner morphologischen Bedeutung dem Enddarme entspricht, d. h. einen Abschnitt der ventralen Körperwand, ein Derivat der ventralen Gastrulawand enthält. Dies ist jedoch keineswegs der Fall. Die Wandung des sogenannten Schwanzdarmes wird von dorsolateralen Ektoderm- und Entodermabschnitten der Gastrula gebildet. Das ganze Gebilde vom After bis zum Scheitel der Schwanzknospe, in seinem ursprünglich ektodermalen, ferner in seinen apponirenden und (zuletzt entstandenen) apponirten Abschnitten ist als eine einheitliche Formation zu betrachten und in dieser ganzen Ausdehnung als neurenterische Verbindung zu bezeichnen. —

Ich kann daher KOPSCH (1900) nicht beipflichten, wenn er bei seinen Erörterungen über die morphologische Bedeutung des neurenterischen Canales behauptet: „Ausgehend von der Thatsache, dass der Schwanz (VIRCHOW, 1895) ein dem übrigen Körper morphologisch gleichwerthiger Körperabschnitt sei, in welchem dieselben dorsalen und ventralen Theile vorhanden sind, wie in den übrigen Körperabschnitten, werden wir aus dem Vorhandensein eines postanalen Darmabschnittes und des Canalis neurentericus mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, dass bei den Vorfahren der Wirbelthiere der Darmtractus am hinteren Körperende ausmündete" (p. 503, Cloaca neurenterica). Ich will die Möglichkeit keineswegs in Abrede stellen, dass es schwanzlose Vorfahren der Wirbelthiere gegeben habe, bei denen der After am hinteren Körperende gelegen war. Aber das eine kann ich behaupten, dass der hintere Entodermabschnitt solcher Formen nicht dem sogenannten postanalen, sondern einem präanalen Darmabschnitt geschwänzter Formen entspricht. Eine Cloaca neurenterica am Schwanzende ist ein Unding. Es ist also sehr zweifelhaft, ob der Canalis neurentericus wirklich je einmal auch noch eine andere Function gehabt habe als die, unter deren Einflusse er unmittelbar entstanden ist — VAN WIJHE (1884) ist bekanntlich dafür eingetreten — directe Gewebsathmung und Excretion des Medullarrohres, ferner — mit Rücksicht auf die Nachbarschaft des Neuroporus anterior zum Geruchsgrübchen — „Prüfung des einzuführenden Wassers" (p. 655). Damit sind wohl alle Combinationen erschöpft, aber keine bewiesen.

Die Art und Weise, wie sich in der abgelaufenen Entwickelungsphase die beiden, einer vorderen Ganglienleiste entstammenden Ganglien des Trigeminus von einander sondern und secundär, im Bereiche des Rautenhirnes mit einander vereinigen, erinnert an die Befunde, die BRAUER (1904) an Gymnophionen erhoben hat. Es liegen übrigens auch bei den Urodelen ganz ähnliche Verhältnisse vor. BRAUER's Angaben weichen dagegen in einem sehr wichtigen Punkte von meinen Befunden an *Ceratodus* und den Urodelen ab. Bei *Hypogeophis* soll das Ganglion ophthalmicum aus jener Plakode entstehen, die ich für *Ceratodus* als Ciliarplakode beschrieben habe. Diese im Bereiche des vorderen Abschnittes der Ganglienleiste entstehende und an diese unmittelbar angrenzende Verdickung der Sinnesschichte des Ektoderms zeigt bei *Hypogeophis* in einem gewissen Entwickelungsstadium eine grübchenförmige Einsenkung und schnürt sich als geschlossenes Bläschen vom nachbarlichen Ektoderm ab (vergl. l. c. Fig. A—D). Dieses Gebilde lässt sich auch bei *Hypogeophis* deutlich von der Ganglienleiste abgrenzen und giebt an dieselbe keine Zellen ab. Diese Plakode soll nun secundär mit dem Ganglion maxillomandibulare in Verbindung treten, welches sich ebenso wie bei *Ceratodus* aus dem hinteren Abschnitte der Ganglienleiste entwickelt (Fig. E, F) — und zum Ganglion ophthalmicum werden. Der vordere Abschnitt der Ganglienleiste aber, der bei *Ceratodus* und den Amphibien in ganz unzweifelhafter Weise sich zum Ganglion ophthalmicum umbildet, soll sich bei *Hypogeophis* in Mesenchymzellen auflösen und nach vorn und ventralwärts in lockerer Anordnung ausbreiten (vergl. Fig. C). Die ganze Anlage und Gestaltung der Ciliarplakode erfolgt nun bei *Hypogeophis* in so übereinstimmender Weise wie bei *Ceratodus*, dass es geradezu unmöglich erscheint, dass einerseits ein und dasselbe Gebilde bei der einen Form sich in ganz atypischer Weise zu einem Ganglion, bei der anderen aber zu einem rudimentären Sinnesorgan entwickelt, welches dann der Rückbildung verfällt — andererseits aber Elemente der Ganglienleiste bei der einen Form das Ganglion ophthalmicum bilden, bei einer anderen sich in Mesenchymzellen auflösen. Es wird im zweiten Theile, bei der Besprechung der späteren Stadien, näher ausgeführt werden, dass sich die Ciliarplakode zum Ganglion ophthalmicum ganz ähnlich verhält, wie das Ganglion des Facialis zur hyomandibularen Plakode. — Die Ciliarplakode ist ein rudimentär gewordenes Sinnesorgan, wahrscheinlich die dorsale Branchialplakode einer ausgefallenen vordersten (präpterygoiden) Schlundtasche, deren Rudimente in späteren Entwickelungsstadien vorübergehend zur Anlage kommen. Das zugehörige Ganglion ophthalmicum dürfte, wie bereits erwähnt, als eine vor dem Ganglion maxillomandibulare gelegene branchiomere Formation zu betrachten sein. — Ich muss also BRAUER's Angabe: „das Ganglion

ophthalmicum entwickelt sich nur aus der Epidermis, ohne irgendwelche Betheiligung der Ganglienleiste, das Ganglion maxillomandibulare dagegen entsteht nur aus der Ganglienleiste, ohne irgendwelche Betheiligung des Ektoderms" (p. 399) die Thatsache entgegenhalten, dass sowohl bei *Ceratodus* wie bei Urodelen (*Triton, Salamandra mac., S. atra*) die beiden Ganglien des Trigeminus ausschliesslich und ohne Betheiligung des seitlichen Ektoderms entstehen, dass ferner insbesondere die Ciliar-(Ophthalmicus-)plakode stets vom Ganglion ophthalmicum deutlich gesondert ist und sich an dessen Bildung nicht betheiligt. Die beiden Ganglien sind homodyname, wahrscheinlich branchiomere Gebilde. Darin stimme ich aber mit BRAUER überein, dass sich an der Bildung der Ganglienleiste und ihrer Derivate die Sinnesschichte des benachbarten dorsolateralen Ektodermbezirkes nicht betheiligt, — dass wir ferner „in den Fällen, in welchen die beiden Ganglien (des Trigeminus) vollständig getrennt sind, das primitive Verhältniss vor uns haben, dagegen ihre Verschmelzung zum Ganglion semilunare als secundär zu beurtheilen ist" (p. 399). — Ich vermuthe, dass BRAUER die Ablösung der freien Mesodermzellen von den dorsomedianen Abschnitten der axialen Mesodermflügel übersehen hat. Wahrscheinlich ist auch bei den Gymnophionen in gewissen Entwickelungsphasen die Grenze zwischen der in ihren Randabschnitten möglicher Weise auch etwas aufgelockerten Ganglienleiste und den freien Mesodermzellen schwer zu ziehen. So kam wohl BRAUER dazu, den ganzen Complex der hinter den Augenblasen aufgetretenen Gruppe freier Mesodermzellen als ein Derivat der Ganglienleiste zu betrachten und so dem Mesektoderm der Miss PLATT das Wort zu reden. — Eine sehr werthvolle Bestätigung meiner Befunde an *Ceratodus* war mir die von BRAUER mit besonderem Nachdruck vertretene Angabe, dass sich das axiale Mesoderm der Visceralbögen nicht an der Bildung des peripheren Mantels freier Mesodermzellen betheiligt, die von der Dorsalseite her vorgedrungen sind (p. 393).

Dagegen konnte BUCHS (1902) bei *Necturus* die Grenze „zwischen dem axialen Mesoderm der Visceralbögen und dem dasselbe umgebenden Mantel freier Mesodermzellen an den abgebildeten Schnitten nur mit Mühe entdecken" (p. 601). Dies ist vor allem darauf zurückzuführen, dass diese Schnitte ganz schief durch die betreffenden Regionen hindurchgeführt sind (z. B. Fig. 28, 28a, 30, 30a). Bei der Entscheidung dieser Frage können ausschliesslich solche Frontalschnitte in Betracht kommen, welche die Visceralbögen quer auf ihre bogenförmig verlaufende Axe treffen — und solche Schnitte dürften wohl auch bei *Necturus* die Sonderung zwischen den beiden Schichten der Visceralbögen erkennen lassen. BUCHS bezeichnet ferner auch das axiale Mesoderm der Visceralbögen als Mesenchym und spricht bei der Schilderung der Differenzirung der Muskulatur von einer „dichteren Gruppirung der Mesenchymzellen" (p. 602). Dem gegenüber ist zu betonen, dass sicherlich auch bei *Necturus* die axialen, muskelbildenden Mesodermstränge unmittelbare Derivate der axialen Mesodermflügel sind, die durch die Schlundtaschen von einander gesondert wurden. Diese möglicher Weise etwa aufgelockerten Zellstränge entsprechen den axialen Mesodermröhren der Visceralbögen der Selachier, von *Ceratodus* und *Salamandra*. Als Mesenchym — auch im Sinne ZIEGLER's — darf nur der periphere Mantel freier Mesodermzellen bezeichnet werden, der die Gefässe und Stützelemente der Visceralbögen liefert, also dem Angioskleroblastem zugehört. — Nebenbei sei bemerkt, dass auch der Schnitt, an welchem BUCHS eine Zellabgabe von Seiten des Ektoderms an die Hirnganglien beweisen will (Fig. 31, 31a), die betreffende Region in ganz schiefer Richtung trifft und die fraglichen Verhältnisse nicht in einwandfreier Weise erkennen lässt.

Im **Stadium 35** macht die Streckung des Körpers weitere Fortschritte. Der Embryo nimmt allmählich eine retortenförmige Gestalt an. Die Hauptmasse der Dotterzellen bleibt der caudalen Körperhälfte, woselbst sie wanstförmig vorspringt. An der Ventralansicht (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 35) erscheint der Vorderkopf in Folge des Vortretens des Vorderhirnes deutlich gegen die orale Berührungszone zwischen dem Ektoderm und dem Entoderm abgesetzt. Die spaltförmigen, oralwärts convergirenden Riechgrübchen bezw. -rinnen kennzeichnen

die Stelle, wo die verdickte Sinnesschichte der Riechplakoden frei zu Tage tritt, die Deckschichte fehlt. Die Riechgrübchen werden von wallartigen Vorwölbungen umgeben, die durch die Verdickung der Riechplakoden hervorgerufen werden. Zu beiden Seiten der oralen Berührungszone zwischen dem Ektoderm und Entoderm treten die Mandibularbögen vor, an welche caudal ein ventraler, unpaarer Wulst sich anschliesst, in dessen Bereiche die Herzanlage zur Entwickelung kommt. Letztere bietet auf Querschnitten folgende Verhältnisse dar: Die Pericardialhöhle reicht cranialwärts bis an die ventralen Enden der vorderen Schlundtaschen heran, welche die ursprünglich einheitlichen axialen Mesodermflügel in die einzelnen Visceralbögen sondern (Textfig. 209). Von vorn her tritt die noch unansehnliche Anlage der Thyreoidea gegen die Pericardialhöhle vor. Zu beiden Seiten der letzteren schliessen sich freie Mesodermzellen dichter zusammen und gruppiren sich zu rinnen- und rohrförmigen Bildungen (vergl. Schnitt 209), welche die ersten Anlagen der vordersten Aortenbögen bezw. der

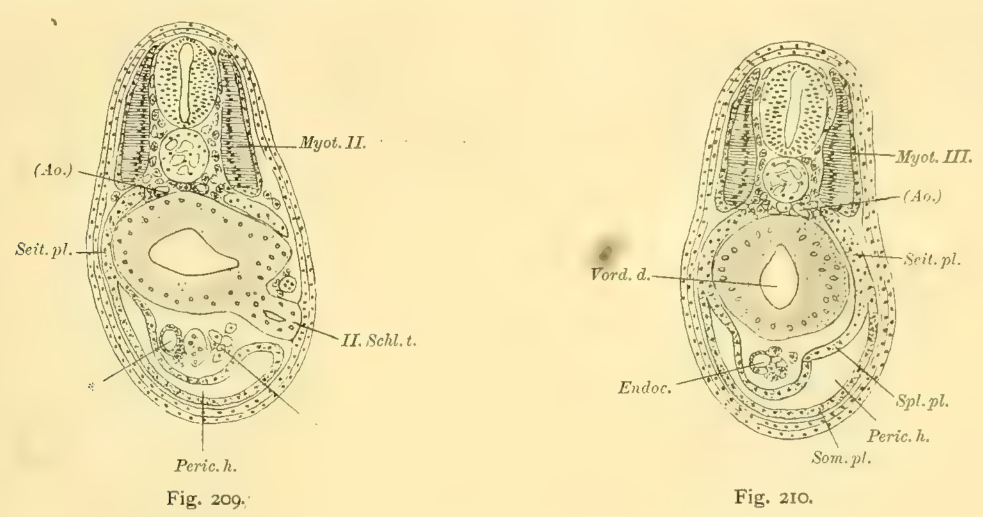


Fig. 209. Fig. 210.

cranialen Truncusäste repräsentiren. Diese primitiven Gefässanlagen lassen sich gegen die Herzanlage zu verfolgen (Schnitt 210). Nur ein Theil der von der cranialen und caudalen Seite her in diese Region vorgedrungenen freien Mesodermzellen ist in Differenzirung begriffen. Viele Zellen zeigen noch ihre ursprüngliche spindelförmige oder eiförmige Gestalt. In ihrer Gesammtheit repräsentiren sie in dieser Region die Anlage des Endocardiums. In Folge der stetig fortschreitenden Eröffnung der entodermalen Grenzfalte werden sie auf eine grössere Strecke vertheilt und bilden so einen Zellstrang, über welchen die Splanchnopleura wulstförmig gegen das Lumen der Pericardialhöhle vortritt. Es scheint, dass es sich hierbei um ein selbständiges Flächenwachsthum der Splanchnopleura und nicht um eine mehr passiv erfolgende Vorwölbung durch die in reger Vermehrung begriffenen Elemente des Endocardiums handelt. Ein Mesocardium anterius besteht nur noch in den caudalen Abschnitten der Pericardialhöhle (Schnitt 211), welche durch die immer weiter um sich greifende Abhebung der beiden Blätter der Seitenplatten an Ausdehnung beständig zunimmt. Zwischen der Splanchnopleura und der epithelialen Wand des ventralen Darmlumens liegen die von der caudalen Seite her in diese Region vorgedrungenen freien Mesodermzellen, die sich vom vorderen Ende der ventralen Randstreifen der Mesodermflügel abgelöst haben und noch zur Anlage des Endocardiums gehören. Die vorderen Enden der verdickten Randstreifen sind im Schnitt 212 getroffen. Sie hängen noch mit den Seitenplatten zusammen, die sich an ihrer Oberfläche ventralwärts vor-

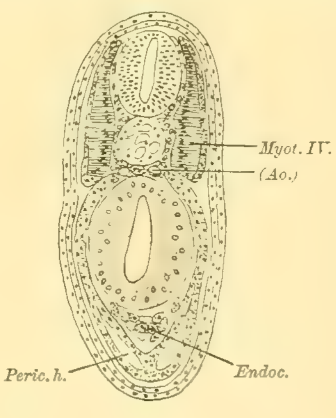


Fig. 211.

geschoben haben. Diese vordersten Abschnitte der verdickten, peristomal entstandenen Randstreifen lösen sich vollständig in freie Mesodermzellen auf, die ausschliesslich zu Gefässzellen werden. Ihre Abkömmlinge bilden den grössten Theil des Endocardiums und die beiden Venenschenkel des Herzens. Diese Abschnitte der Randstreifen sind deshalb nicht so zellreich, wie die caudal unmittelbar an sie anschliessenden Abschnitte (Schnitt 213), die sich zum grössten Theile in Blutzellen, zum geringeren Theile in Gefässzellen differenziren. Im Schnitte 212 war erst eine gewisse Auflockerung der ventromedian mit einander vereinigten Randstreifen zu bemerken (vergl. Schnitt 181), die von den Seitenplatten allmählich überwachsen werden. Die epitheliale Wand des ventralen Darmlumens bietet den an ihrer Oberfläche sich entwickelnden Blut- und Gefässanlagen eine glatte Unterlage dar. In dieser Region schieben sich auch zahlreiche, von den verdickten Randstreifen abgelöste freie Mesodermzellen seitwärts zwischen den Seitenplatten und dem Entoderm bezw. der Dotterzellenmasse empor. Diese Zellen bilden die seitlichen Abschnitte des Dottergefässnetzes. Die von den Angiosklerotomen stammenden, abgeplatteten freien Mesodermzellen, die sich von der Dorsalseite her zwischen den Seitenplatten und dem Entoderm bezw. der Dotterzellenmasse ventralwärts vorschieben, liefern in dieser Region vor allem das Gefässnetz des Vornierenglomerulus. Die übrigen Abkömmlinge der Angiosklerotome sind verästelte oder spindelförmig gestaltete freie

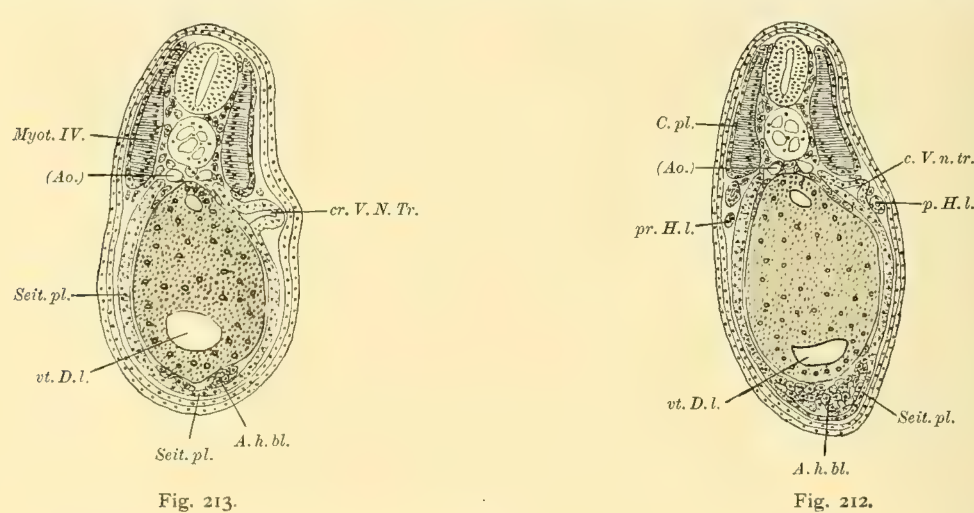


Fig. 213. Fig. 212.

Mesodermzellen, die zwischen der Chorda und dem Medullarrohr einerseits, den Myotomen anderseits ein unregelmässiges zartes Gerüste bilden, von der Art, wie dies in Fig. 2, Taf. LXXIV aus dem Vorderkopfgebiete dargestellt ist. Zu beiden Seiten der Hypochorda, in den Bahnen der paarigen Aorten, beginnen sich die freien Mesodermzellen zu vielfach durchbrochenen und discontinurlichen Röhren zu vereinigen. Sie platten sich ab, lassen ein centrales Lumen frei, welches zwischen den Zellen allenthalben mit den übrigen intercellulären Lücken und Räumen in Communication steht. Durch die Vermehrung und weitere Abplattung dieser freien Mesodermzellen, welche die in ihnen eingeschlossenen Dotterpartikelchen rasch verarbeiten, wird die gitterförmige, durchbrochene Canalwandung immer mehr vervollständigt und das centrale Lumen abgeschlossen. Auf diese Weise, durch lokale Differenzirung der in bestimmten Bahnen gelegenen freien Mesodermzellen kommen die noch stellenweise unterbrochenen ersten Anlagen der Aorten zu Stande.

Mit der Beschreibung eines gleichaltrigen Stadiums (A) beginnt Kellicot (1905) seine Darstellung der Entwickelung des Gefäss- und Respirationssystemes von *Ceratodus*. Bei der Kritik seiner Ergebnisse muss vor allem berücksichtigt werden, dass Kellicot, wie er selbst (p. 164) angiebt, nicht in der Lage war, jüngere

Embryonen zu untersuchen. KELLICOT geht von der Annahme aus, dass sich das Mesoderm von der Oberfläche der Dotterzellenmasse abspaltet (p. 164 ff.). Diese in Abspaltung begriffenen ventralen und ventrolateralen Mesodermabschnitte werden als Mesentoderm, auch als „parietal mesentery" bezeichnet. An einigen ganz grob schematisirten Abbildungen wird dieser fragliche Process erörtert, dessen Bestehen ich auf das entschiedenste bestreite. — Den Spaltraum, den ich auch an meinen Präparaten zwischen der Splanchnopleura und den unter ihr angesammelten freien Mesodermzellen — der Anlage des Endocardiums — nachweisen konnte (vergl. Schnitt 210), bezeichnet KELLICOT als „provisional cardiac space", der allenthalben mit dem benachbarten Spalten des „primary coelom, protocoel, pseudocoel" communiciren soll. Dieser Raum verschwindet dann später. „Where the splanchnopleura becomes applied to the outside of the endothelial tube, or where the loose endothelial cells arrange themselves so as to line the infolded tube of splanchnopleura as the case may be, this provisional space is obliterated and is replaced by the true cardiac cavity" (p. 149). Von einer Obliteration der intercellulären Spalträume kann doch keine Rede sein! Ich finde es überflüssig, solche Spalträume, die zum Theil gewiss durch Schrumpfung erzeugte Artefacte sind, mit eigenen Namen zu belegen und in graphischen Reconstructionen darzustellen. Es liegen mir zahlreiche, vorzüglich conservirte Embryonen vor, bei denen die einzelnen Keimblätter und deren Derivate einander dicht angelagert sind. Wenn dies in meinen ganz wenig schematisirten Textabbildungen nicht so dargestellt ist, so geschah dies nur im Interesse der Uebersichtlichkeit derselben. — Ebensowenig wie das Mesoderm im Allgemeinen wird das Endocardium im Besonderen von den ventralen Abschnitten des Entoderms abgespalten. Diese Thatsache möchte ich mit Rücksicht auf die Angaben von KELLICOT als einen vollkommen gesicherten Befund hervorheben.

Im **Stadium 36** ist die Axe des Embryos nur mehr in einem flachen Bogen gekrümmt (vergl. SEMON, Taf. 5, Fig. 36, sowie Taf. LIX/LX, Fig. 15), dessen Scheitel in der hinteren Körperregion gelegen ist. Im Vorderkörper verläuft der Dorsalcontur des Darmes vom Darmscheitel weg fast geradlinig und weist an der Stelle, wo das ventrale Darmlumen beginnt, eine ganz unbedeutende Knickung auf, die an derselben Stelle bereits im vorhergehenden Stadium vorhanden war. Im Bereiche der proximalen Abschnitte des ventralen Darmlumens hat der dorsoventrale Durchmesser bei der Streckung des Embryos eine erhebliche Verkleinerung erfahren. Die Dotterzellenmasse verjüngt sich flaschenförmig gegen das Gebiet der entodermalen Grenzfalte, die sich weiter geöffnet hat. Man gewinnt — insbesondere beim Vergleich der aufgehellten Embryonen (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 34 und Taf. 5, Fig. 36 ×) den Eindruck, dass die unmittelbar auf die Herzanlage folgenden Körperzone — etwa in der Breite der Vornierenanlage — ventral besonders rasch in die Länge gewachsen wäre. Diese Zone nimmt noch im Stadium 34 ganz allmählich caudalwärts an Umfang zu — im Stadium 36 hingegen erscheint sie von der Dotterzellenmasse durch eine seichte Querfurche abgesetzt und fast cylindrisch gestaltet. — Am Vorderkopfe constatiren wir eine weitere Zunahme der Mittelhirnkrümmung, die bei dem Embryo, von dem der Medianschnitt Taf. LIX/LX, Fig. 15 stammt, wohl kein typisches Verhalten zeigt. Immerhin ist aber eine erhebliche Näherung der Infundibularregion an das vordere Chordaende zu constatiren. Der durch die Einkrümmung des Hirnrohres erzeugte Darmscheitel bildet einen caudoventralwärts offenen Winkel von ca. 90°, sein Scheitel liegt unter dem vorderen Chordaende. — Die im Stadium 34 vorübergehend bestehende (wahrscheinlich durch den Druck des sich einkrümmenden Hirnrohres auf die vorgelagerte ventrale Darmwand hervorgerufene) ventrale Convergenz der Schlundtaschen hat sich wieder ausgeglichen — wohl durch das rasche intussusceptionelle Wachsthum der Darmwand. — Die Schlundtaschen stehen wieder senkrecht auf die Chorda dorsalis und sind zu einander parallel angeordnet. Die Ausladungen der ersten Schlundtaschen gehen ventral in eine quere Rinne über, die sie mit einander verbindet. — Der auf die Schlundtaschenregion folgende Abschnitt erscheint noch stärker

als im vorhergehenden Stadium von beiden Seiten her eingeengt; jene seitlichen Ausladungen an der Abgangsstelle des ventralen Darmlumens sind an dieser Stelle verschwunden und auf den proximalen Theil des ventralen Darmlumens beschränkt. Dieses zeigt im Querschnitte eine biconvexe Begrenzung. Erst in der Körpermitte gewinnt das Lumen eine grössere Ausdehnung und treibt in die Dotterzellenmasse seitliche Divertikel. Ebenso wie im vorhergehenden Stadium sind in der Dotterzellenmasse auch isolirte Hohlräume vorhanden. — Unmittelbar hinter dem Abgange des ventralen Darmlumens verengt sich das dorsale Darmlumen zu einem anfangs sagittal, gestellten, dann in dorsoventraler Richtung abgeplatteten Spalt, welcher, der Krümmung des Dorsalcontours bezw. der Chorda folgend, dem After zustrebt. In die Schwanzknospe entsendet es eine trichterförmige, von beiden Seiten her etwas abgeplattete Ausladung, das Lumen des Canalis neurentericus. Unmittelbar distal von diesem findet sich an der ektodermalen Cloakenwand jene Querrinne vor, in welche die inzwischen wegsam gewordenen primären Harnleiter (Vornierengänge) münden.

Das Wachsplattenmodell des Vorderkörpers ist auf Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 1 und 2 abgebildet. — Beim Vergleich mit den Figg. 15 und 16 der Taf. XLV/XLVI fällt am Vorderkopfe vor allem die stärkere Krümmung und Wölbung in der Mittelhirnregion auf. Das Mittelhirn beginnt sich bereits gegen das Rautenhirn durch eine quere Furche abzusetzen, die auch am Medianschnitte deutlich in die Erscheinung tritt. Ein Isthmus ist noch nicht vorhanden. Die zur Seite des Vorderhirnes vortretenden Augenblasen sind mit diesem etwas gegen das vordere Chordaende vorgerückt und verdecken in der Seitenansicht Theile des oralen Darmendes (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig, 22), sowie des Mesoderms. An der lateralen Wand weisen sie eine leichte dellenförmige Einsenkung auf, die als sogenannte Becherrinne (FRORIEP) auf den kurzen Augenblasenstiel übergreift. Letzterer zeigt am Durchschnitte eine ziemlich dicke Wandung (Fig. 1) und senkt sich in den vorderen ventralen Quadranten des Augenbechers ein. In der Nachbarschaft des dorsocaudalen Quadranten des Augenbechers liegt die mit dem Ektoderm noch zusammenhängende Ciliarplakode (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 1 *Cil.pl.*). Diese ist dem Ganglion ophthalmicum dicht angelagert (*Ggl. oph.*), welches in den dorsalen Rand der axialen Mesodermflügel eingebettet erscheint. Diese Ganglien- und Nervenanlage verjüngt sich gegen das Ganglion maxillomandibulare hin und vereinigt sich mit diesem an der Seite des Rautenhirnes, mit dem sie bereits im vorhergehenden Stadium in Verbindung getreten war. Zwischen diesen beiden Ganglien tritt die Wandung der Prämandibularhöhle (2. Kopf-) vor. Das Ganglion maxillomandibulare entsendet ventralwärts einen kurzen Fortsatz, der an der Aussenseite des Mesoderms annähernd parallel mit der ersten Schlundtasche herab verläuft. Gegen das dorsale Ende dieser Schlundtasche tritt das Ganglion acusticofaciale vor, welches wenigstens an der Aussenseite seine beiden Componenten von einander abgegrenzt zeigt. Zwischen dem Ganglion maxillomandibulare und der Anlage des Acusticofacialis tritt die dritte Kopfhöhle (Mandibularhöhle) vor. Das Ganglion acusticofaciale liegt schalenförmig der vorderen und ventralen Wand der Hörblase an, deren Recessus labyrinthi sich caudalwärts umzubiegen beginnt. — Dicht vor dem vorderen Ende des ersten Myotomes, ein wenig von der Hörblase entfernt, gabelt sich die Anlage des Glossopharyngeus-vagus in ihre beiden Componenten. Die Anlage des Glossopharyngeus krümmt sich bei ihrer Vergrösserung hackenförmig nach ventral und vorn gegen das dorsale Ende der zweiten Schlundtasche hin. Die Anlage des Vagus hat sich an der Aussenseite des axialen Mesoderms caudalwärts vergrössert und reicht etwa bis gegen das erste Myocomma vor. Vom Mesoderm verdeckt, hat sich im unmittelbaren Anschluss an die Anlage des Glossopharyngeus-vagus ein benachbarter vorderer Abschnitt der Ganglienleiste, die Anlage des Accessorius deutlicher gegen die Umgebung abgegrenzt. Die übrigen Abschnitte der Ganglienleiste lassen noch keine segmentale Sonderung einzelner Spinalganglien erkennen — wenngleich sich dieselbe bereits deutlich anbahnt. — Das erste und die vordere Hälfte des zweiten Myotomes hängen noch mit den seitlichen Mesodermabschnitten unmittelbar zusammen. Die folgenden Myotome hatten sich bereits im vorhergehenden Stadium von den Seitenplatten abgelöst. Ihre ventralen Kanten beginnen schaufelförmig ventral-

wärts vorzutreten. Sie überlagern hierbei die Seitenplatten. Die ventralen Myotomkanten der 5. und 6. Segmente schieben sich über die Vornierenanlage hinweg. Letztere zeigt sowohl in ihren beiden Hauptcanälchen (Trichterstücken), wie in dem sich schlingenförmig ausbiegenden Sammelgang ein reges Längenwachsthum.

Ueber das Verhalten und Differenzirung der freien Mesodermzellen werden in erster Linie Schnittbilder Aufschluss zu geben haben, deren Betrachtung wir uns nun zuwenden (die Ebenen der Schnitte in Fig. 226). Die Fig. 214 stellt einen Querschnitt durch den Vorderkopf dar, der den Augenblasenstiel zugleich mit den dorsalen Enden der ersten Schlundtaschen und dem Ganglion acusticofaciale trifft. Unmittelbar vor dem Augenblasenstiel wölben sich die Riechplatten der Sinnesschichte des Ektoderms nach innen vor, die im Centrum bereits leichte Einsenkungen aufweisen, über welche (am abgezeichneten Schnitte) die Deckschichte glatt hinwegstreicht. So kommt es zur Bildung kleiner, zwischen den beiden Schichten gelegener Spalten (*). Zwischen der dorsalen Darmwand und dem Vorderhirn hat sich die im Schnitte etwas schief getroffene Hypophysenanlage vorgeschoben. — In den vor den ersten Schlundtaschen gelegenen Mandibularbögen ist noch deutlich ein centrales Lumen zu bemerken, um welches sich die Elemente des axialen Mesoderms in epithelialer Anordnung gruppiren. Die axialen Mesodermstränge sind rings von freien, dicht an einander gedrängten Mesodermzellen

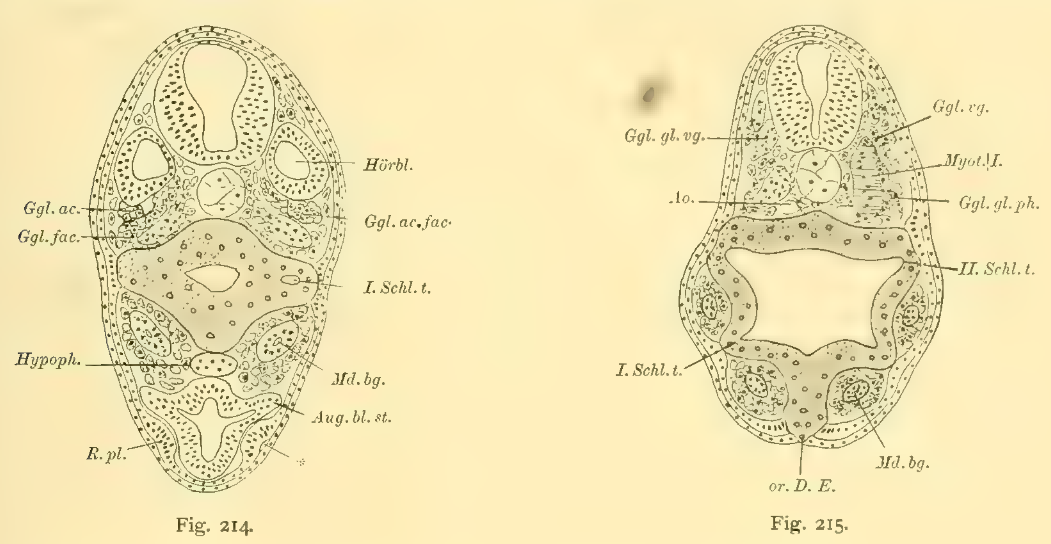


Fig. 214. Fig. 215.

umgeben. Im Bereich der dorsalen Abschnitte der ersten Schlundtaschen sind deren seitliche Ränderder Sinnesschichte des Ektoderms bereits angelagert und werden von einer rinnenförmigen Verdickung derselben umfasst. — Der dorsal vom Darme getroffene Abschnitt des axialen Mesoderms löst sich in seinen dorsomedianen Abschnitten vollkommen in freie Mesodermzellen auf, die sich zunächst in der Nachbarschaft der Chorda dorsalis ausbreiten. Zwischen diesem, dorsal von den ersten Schlundtaschen gelegenen Mesodermabschnitte und der Hörblase ist die Anlage des Acusticofacialis eingekeilt. Auf der rechten Seite des Schnittes erscheinen die beiden Componenten dieser Ganglienanlage von einander gesondert, das Ganglion acusticum legt sich schalenförmig der Hörblase an (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 2).

Ein folgender Schnitt 215 trifft ventral das orale Darmende, dorsal die obere Kante des ersten Myotomes, um welche sich die Anlage des Glossopharyngeus-vagus herumschlingt. Auf der linken Seite des Schnittbildes ist der proximale, mit der Hirnwand bereits in Verbindung getretene Abschnitt dieses Zellcomplexes zu sehen, dessen noch indifferente, meist spindel- oder eiförmig gestaltete Elemente dieselbe Anordnung aufweisen wie die Anlagen der übrigen Hirnganglien. Auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 1 ist ein derartiger Zellcomplex bei stärkerer Vergrösserung dargestellt (*Ggl. ac. fac.*). Auf der rechten Seite des Schnittbildes 215 sind die beiden Componenten

der Ganglienanlage des Glossopharyngeus-vagus etwas weiter ventral und von einander gesondert getroffen. — Zwischen dem ersten Myotom und der dorsalen Darmwand haben sich die in der Bahn der Aortenwurzeln gelegenen freien Mesodermzellen bereits zur Bildung eines primitiven, rohrförmigen Gefässabschnittes vereinigt. Die seitlichen Ränder der zweiten Schlundtaschen weisen zum Ektoderm dieselben Beziehungen auf, wie die dorsalen Abschnitte der ersten Schlundtaschen. Die mittleren und ventrolateralen Abschnitte der letzteren ziehen sich bereits vom Ektoderm zurück. Am oralen Darmende erscheint das Ektoderm an einer circumscripten Stelle dehiscent. Es fehlt daselbst sowohl die Sinnesschichte wie die Deckschichte. Die hohen Zellen der Sinnesschichte schieben sich in pallisadenartiger Anordnung gegen das Entoderm vor. Die Zellvermehrung in den Mandibularbögen (insbesondere der freien Mesodermzellen) bewirkt die Vorwölbung des Ektoderms an der Ventralseite des Vorderkopfes (vergl. SEMON, Taf. 5, Fig. 36u).

Die nächsten 5 Abbildungen sind nach Frontalschnitten gezeichnet, welche in mancher Hinsicht bessere Uebersichtsbilder ergeben, als Querschnitte. — So zeigt der annähernd durch die Mitte des Kiemendarmes geführte Längsschnitt 216 die drei vorderen Schlundtaschen und die Visceralbögen fast genau quer durchschnitten und lässt ihre Beziehungen zum Ektoderm deutlich erkennen. Hinter der dritten Schlundtasche ist linkerseits die noch ganz unansehnliche Ausladung einer vierten Schlundtasche zu sehen, die in der Seitenansicht des Ausgussmodelles kaum wahrnehmbar ist. — Die geräumige Kiemendarmhöhle geht im Bereiche der seitlichen Abschnitte der sogenannten Grenzfalte in das enge dorsale Darmlumen über, welches unmittelbar über der Dotterzellenmasse getroffen erscheint. In den hinter der Schlundtaschenregion gelegenen Abschnitten sind die axialen Mesodermflügel noch nicht weiter differenzirt. — Auch im eigentlichen, noch nicht genau abgrenzbaren Seitenplattengebiete, in der Vornierengegend sind die seitlichen Mesodermabschnitte wohl in zwei Zelllagen gesondert, die aber noch nicht auseinandergewichen sind. Auf der linken Seite des Schnittbildes erscheint die schleifenförmige Ausbiegung des sogenannten Sammelrohres der Vornierenanlage getroffen, dessen Uebergang in den primären Harnleiter noch nicht gekennzeichnet ist. — Das zwischen der dorsalen Darmwand und dem Mittelhirn durchschnittene prächordale Mesoderm zeigt eine vollkommen einheitliche Anordnung, nichts lässt auf seine ursprünglich paarige Anordnung schliessen. Bei der Einkrümmung des Hirnrohres haben in dieser Region offenbar Zellverschiebungen stattgefunden. Das aus grossen, noch reich mit Dotterplättchen beladenen Zellen bestehende axiale Mesoderm lässt sich allenthalben, mit Ausnahme seiner dorsalen Kante, scharf von den umgebenden freien Mesodermzellen abgrenzen. Zwischen dem Ganglion maxillomandibulare und dem Ganglion ophthalmicum tritt das Mesoderm nach aussen vor und birgt in diesem Abschnitte die zweite Kopfhöhle (Prämandibularhöhle). Zwischen dem ventralen Fortsatze des Ganglion maxillomandibulare und der ersten Schlundtasche tritt noch ein kleiner Mesodermstreifen vor, der sich in späteren Entwickelungsstadien an der Bildung der Musc. masseter betheiligen wird. Das Ganglion ophthalmicum ist vorn der Ciliarplakode angelagert, die (linkerseits) mit dem Ektoderm noch zusammenhängt. — Zwischen dem axialen Mesoderm und der dorsalen Darmwand hatten sich schon im Stadium 31 freie Mesodermzellen vorgeschoben (vergl. Schnitt 99). Die am weitesten medial,

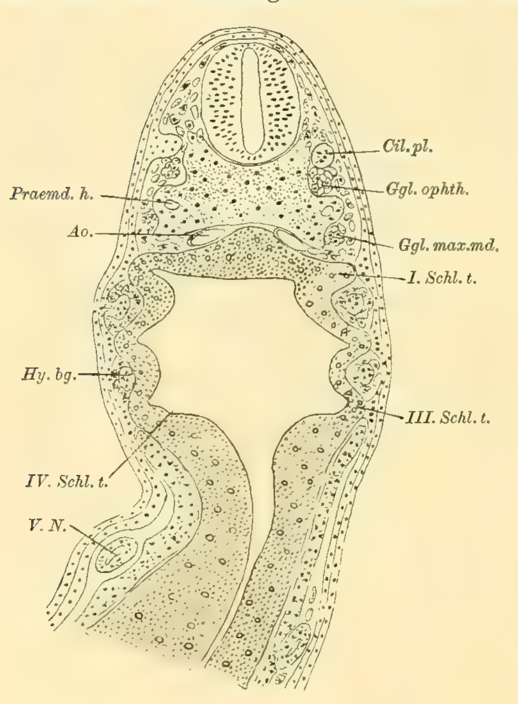


Fig. 216.

in der Bahn der Aortenwurzeln gelegenen Elemente derselben sind gerade daran, diese Gefässstrecken zu bilden. — Etwas weiter ventral, an einem durch die Grenzfalte, bezw. die ventrale Wand des Kiemendarmes geführten Schnitte (217) vermissen wir in den Bahnen der späteren ersten Arterienbögen Gefässanlagen. Die freien Mesodermzellen zeigen daselbst noch eine in der Abbildung leicht schematisirte, aus Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 1, 2 besser ersichtliche indifferente Beschaffenheit. Sie gruppiren sich noch nicht zu rinnen- und röhrenförmigen Gebilden, wodurch in bestimmten Bahnen die zwischen den freien Mesodermzellen bestehenden Lücken in Gefässlumina umgewandelt werden. — Zwischen der Hirn- und der dorsalen Darmwand bemerken wir im Schnitte 217 den scheinbar unpaaren vordersten Abschnitt des axialen Mesoderms, welches sich bereits im Stadium 34 von der (Ur-)Darmwand losgelöst hat. Das quere, solide Verbindungsstück der nach beiden Seiten, median von den Augenblasen vortretenden Mesodermflügel ist offenbar durch die mit der Hirnwand vordringende Hypophysenanlage etwas dorsalwärts verschoben worden. Zwischen diesem vordersten Mesodermabschnitte und dem mandibularen Mesoderm greift die schon von früheren Stadien her bekannte Spalte ein, die von freien Mesodermzellen

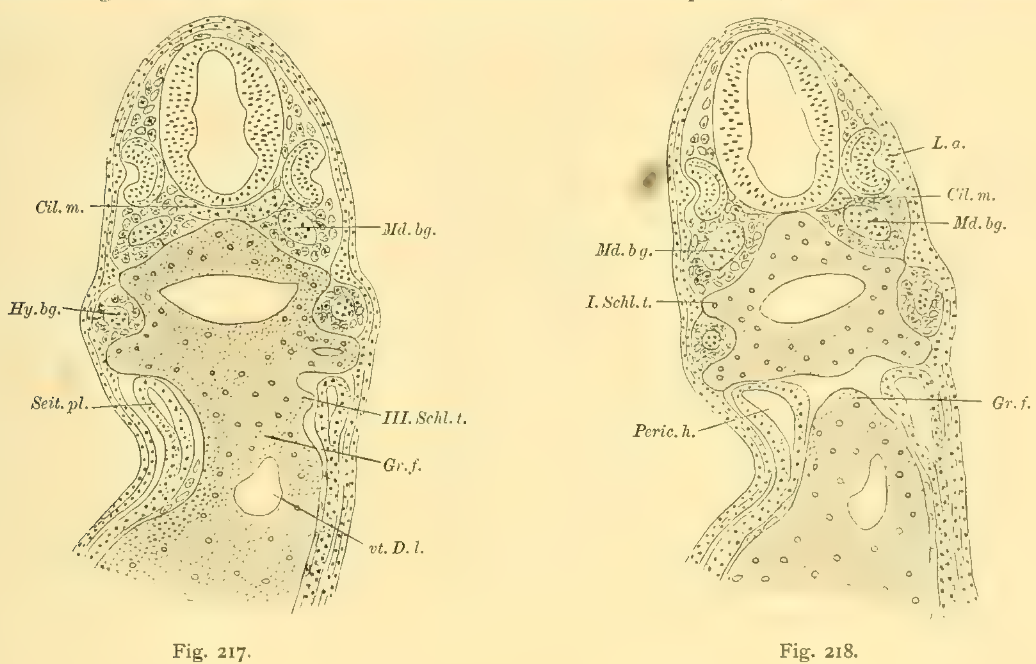


Fig. 217. Fig. 218.

ausgefüllt ist. — Rechterseits sind die drei Schlundtaschen in ihren ventralen Abschnitten getroffen. Die dritten Schlundtaschen laufen als niedrige Leisten an der oberen Grenze des Seitenplattenbezirkes (der Pericardialhöhle) aus. In die ventralen Abschnitte der zweiten Schlundtaschen senkt sich das Lumen zipfelförmig ein (vergl. auch Taf. LIX/LX, Fig. 15). Ein folgender Schnitt 218 ist bereits durch die Concavität der entodermalen Grenzfalte gelegt, in deren Bereiche die Seitenplatten unter Bildung der Pericardialhöhle auseinandergewichen sind. Der enge Zugang zum ventralen Darmlumen ist etwas schief durchschnitten und zeigt ebenso wie im Schnitte 217 ganz unbedeutende seitlichen Ausladungen. Die annähernd quer getroffenen beiden vorderen Visceralbögen bestehen aus einem centralen Strange axialen Mesoderms, der von einem Mantel freier Mesodermzellen umgeben ist. Der centrale Strang erscheint namentlich im Hyoidbogen etwas dünner als in früheren Stadien. Seine Längenzunahme ist wohl zum Theil auf Kosten seines Durchmessers erfolgt. Auf der rechten Seite des etwas schief geführten Schnittes ist das flügelartig ausladende vordere Ende des axialen Mesoderms erreicht (*Cil. m.*). Lateral von diesem liegt der Augenbecher, dessen verdickte und eingesunkene äussere Wandung sich der medialen Wand schon bis zur Berührung genähert hat. Gegenüber der dellenförmigen Einbuchtung des

Augenbechers tritt die halbkugelige Linsenanlage als eine circumscripte Verdickung der Sinnesschichte des Ektoderms vor.

Interessante Verhältnisse bietet ein folgender, durch die Herzanlage (vergl. auch Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 2) geführter Längsschnitt dar (219). Wir sehen die an den Schnitten 221 und 222 quer getroffene ventromediane Falte der Splanchnopleura von einem unregelmässigen Fachwerk freier Mesodermzellen ausgefüllt, die in Form von Platten und Strängen den cylindrischen Raum durchziehen und gegen die Splanchnopleura abgrenzen. Das auf diese Weise umwandete Lumen ist die primitive, mit seröser Flüssigkeit erfüllte Herzhöhle. Diese bildet nach vorn, gegen die ersten Schlundtaschen hin zipfelförmige Divertikel, welche die proximalen Abschnitte der ersten Arterienbögen darstellen. Auf der etwas tiefer liegenden rechten Seite des Schnittes ist das vorläufig noch blinde Ende der Anlage des ersten Arterienbogens getroffen. In der zwischen den Schnitten 219 und 217 gelegenen Region vermissen wir eine continuirliche Anlage dieses Gefässes. Etwas oberhalb des Schnittes 218 war zwar an der Stelle, wo später der erste Arterienbogen verläuft, auf zwei Schnitten à 12 μ ein kleines, von freien Mesodermzellen gebildetes Bläschen zu sehen, in den übrigen Schnitten aber auch nicht die Spur einer Gefässanlage. Die dicht an einander gedrängten freien Mesodermzellen waren in der Bahn der ersten Arterienbögen noch indifferent. Auch caudalwärts, an der leicht gewölbten Oberfläche der epithelialen, vorderen Wand des ventralen Darmlumens verbreitert sich das Endocardsäckchen und hängt mit freien Mesodermzellen zusammen, die gleichfalls Abkömmlinge der vorderen Enden der peristomal entstandenen Randstreifen der Mesodermflügel sind. Diese freien Mesodermzellen haben sich auch weiter dorsalwärts an der Innenfläche der Seitenplatten ausgebreitet (vergl. Schnitt 219, 217). Die bei der Erhebung des Vorderkopfes sehr geräumig gewordene Pericardialhöhle steht dorsalwärts mit den Visceralbögen in unmittelbarem Zusammenhange. So sehen wir auf der rechten Seite des Schnittes 219 das axiale Mesoderm des Hyoidbogens, auf der des folgenden Schnittes 220 jenes des Mandibularbogens mit der Wand der Pericardialhöhle im Zusammenhange. Die Mandibularbögen sind in beiden Schnitten in ihren ventral von den Durchbruchstellen der ersten Schlundtaschen gelegenen Abschnitten und daher etwas schief getroffen. Diese ventralen Abschnitte der Mandibularbögen hängen gemeinsam mit denen der Hyoidbögen mit dem Pericardium zusammen und sind aus einer ventralen, axialen entstandenen Randzone der Mesodermflügel hervorgegangen (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 1; Taf. XLV/XLVI, Fig. 15, 13). Zwischen den ventralen Abschnitten der Mandibularbögen liegt das keilförmig gestaltete vordere orale Darmende (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 2), an dessen Seiten die ersten Schlundtaschen auslaufen. Gegen die Pericardialhöhle tritt die Anlage der Thyreoidea vor. Die Splanchnopleura zeigt über dem Endocardium buckelige Vorwölbungen. Gegen die Hypophysis zu bildet das orale Darmende zwei

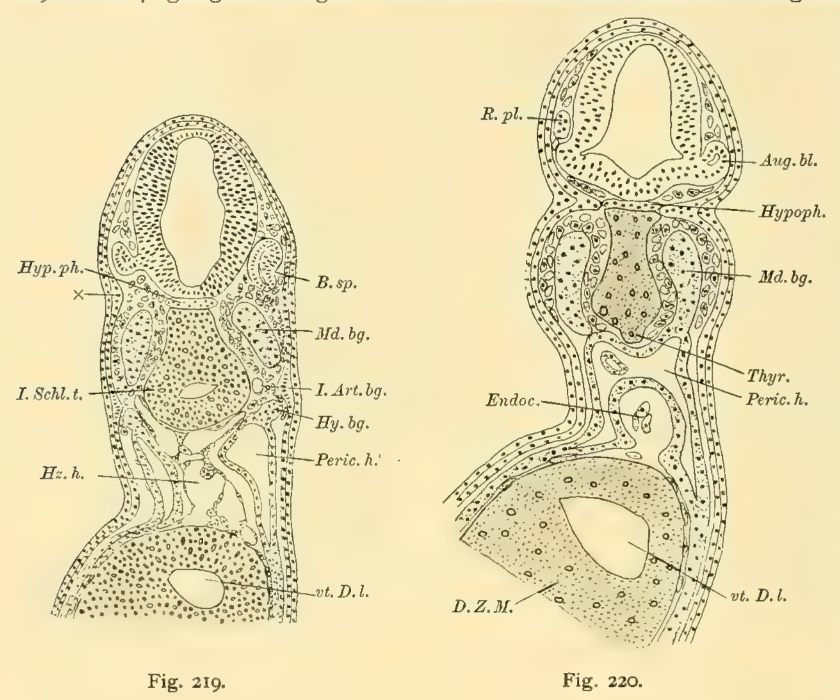


Fig. 219. Fig. 220.

seitliche Ausladungen, die wohl passiv, durch das Herabwachsen und die Breitenausdehnung der Mandibularbögen entstanden sind. Sie liegen dicht neben einer queren Einsenkung des Ektoderms, welche die Wölbung des Vorderhirnes gegen die dreieckige äussere Mundbucht begrenzt (vergl. SEMON, Taf. 5, Fig. 36 u).

Ein Querschnitt durch den cranialen Abschnitt der Herzanlage ist in Textfig. 221 abgebildet. Die Pericardialhöhle erscheint in dieser Transversalebene noch paarig. Zwischen ihre medialen Wandabschnitte hat sich die Anlage der Thyreoidea eingedrängt. Durch diesen knopfförmigen Vorsprung des Entoderms wird die craniale Wand der Pericardhöhle etwas vorgebuchtet. Auch an diesem Schnitte erscheint die Herzhöhle noch ganz unregelmässig, aus kleineren und grösseren, zum Theil mit einander zusammenhängenden Lücken bestehend. Es haben sich noch nicht alle im Faltenraume der Splanchnopleura gelegenen freien Mesodermzellen zur Bildung des Endocardiums vereinigt. In dieser Region dürfen wohl alle in diesem Faltenraume gelegenen Zellen vom Vorderkopfe her sich hervorgeschoben haben, also einen peripheren Abschnitt des Angioskleroblastems repräsentiren. Es handelt sich in diesem Gebiete um die Anlage des distalen Bulbusendes, sowie des Truncus arteriosus. Die Seitenplatten sind nur in ihren ventrolateralen Abschnitten auseinandergewichen. Da der Schnitt durch die caudalen Hälften der zweiten Myotome geht, so endigen die Seitenplatten dorsal mit freien Rändern. Zwischen diesen und der Hypochorda finden sich die Anlagen der Aortenwurzeln, die von den Derivaten der schon längst aufgelösten Angiosklerotome gebildet werden. Diese freien Mesodermzellen haben auch schon die Spalte zwischen den Seitenplatten und den ventralen Myotomkanten benutzt, um nach aussen, unter das Ektoderm zu treten, woselbst sie mit den Abkömmlingen der hinter den Hörbläschen aufgetretenen — noch vom unsegmentirten Mesoderm abgelösten Zellgruppen zusammenstossen. — Gegenüber dem Spalt zwischen den Seitenplatten und den Myotomen beginnt sich die Sinnesschichte des Ektoderms zur Anlage der Seitenlinie zu differenziren. — Mit dem Schnitte 222 wäre der Schnitt 210 vom vorhergehenden Entwickelungsstadium zu vergleichen, der die Anlage des Endocardiums in einem unvollendeteren Zustande zeigt. Die Herzhöhle ist inzwischen durch die Abplattung und das Auseinanderweichen der im Stadium 35 zum Theil noch enger an einander geschlossenen freien Mesodermzellen geräumiger geworden. Diese Zellen stammen wohl alle von den vorderen Enden der verdickten, peristomal entstandenen ventralen Randstreifen der Mesodermflügel. — Das Lumen des Vorderdarmes weist einen birnförmigen Querschnitt auf und wird allenthalben von hohen prismatischen, reich mit Dotterplättchen beladenen Entodermzellen begrenzt. Der Schnitt ist durch die dritten Myotome gelegt, deren ventrale Kanten an der Aussenseite der Seitenplatten vorwachsen. Ihre Zellen stammen sowohl von der medialen Wand der Dorsalsegmente, wie von der Cutisplatte, die mit dieser nach der Ablösung der Seitenplatten in Verbindung getreten ist. — Caudalwärts gabelt sich die Herzhöhle in zwei zipfelförmige Ausläufer (Schnitt 223), die Anlagen der beiden Venenschenkel des Herzens. In diesem Gebiete ist die Pericardialhöhle noch paarig, es besteht ein Mesocardium anterius. Diese Gefässanlagen sind durch die Differenzirung der im vorhergehenden Stadium an der nämlichen Stelle vorhanden gewesenen freien Mesodermzellen entstanden (vergl. Schnitt 212). Dorsal geht der

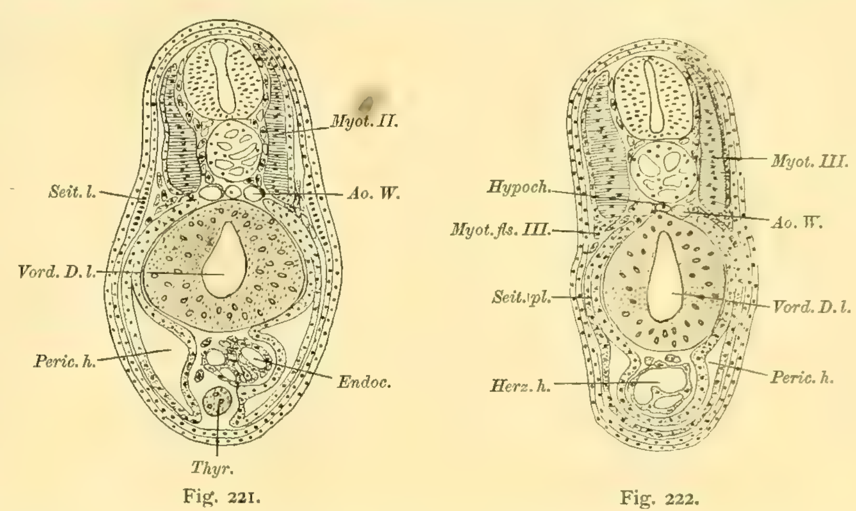


Fig. 221.

Fig. 222.

Schnitt durch das vierte Myotom, dessen ventraler Fortsatz unmittelbar vor dem cranialen Nephrostom der Vorniere gelegen ist. Letzteres zeigt der folgende Schnitt 224. Auch in diesem Stadium existirt ein Cölomspalt nur im Gebiete des Pericardiums, sowie im Bereiche der Vornierentrichter. In den übrigen Abschnitten der Seitenplatten sind deren beide Lamellen noch nicht auseinandergewichen. Speciell in der Vornierenregion finden sich zwischen der Splanchnopleura und dem Entoderm bezw. der Dotterzellenmasse viele freie Mesodermzellen, deren Umbildung

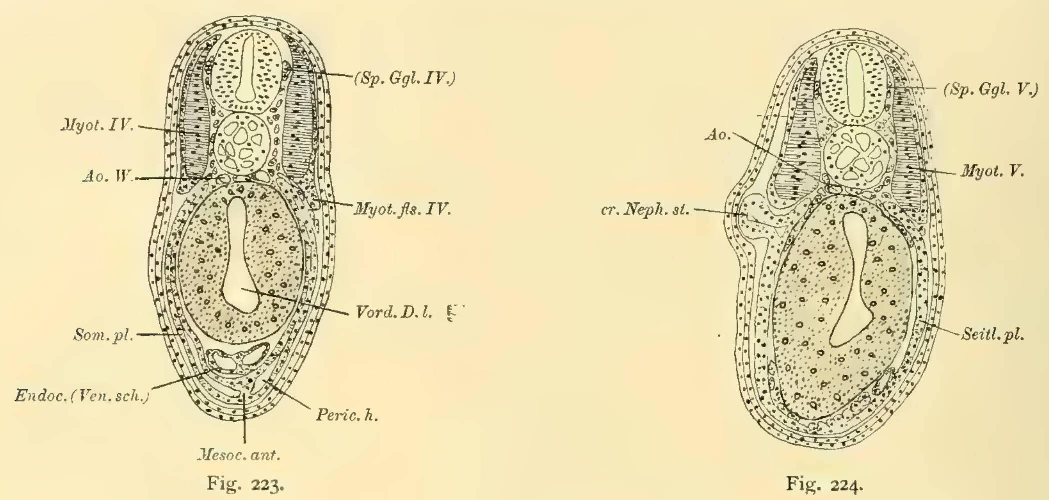


Fig. 223. Fig. 224.

zum Glomerulus der Vorniere den nächsten Stadien vorbehalten bleibt. Dagegen sind die paarigen Aorten bereits auf ziemlich lange Strecke angelegt. Die freien Mesodermzellen, welche sie bilden, sind Abkömmlinge der Angiosklerotome. Diese Zellen breiten sich auch dorsalwärts immer weiter aus, woselbst sie auf die sich zu Gruppen zusammenballenden Ektodermzellen der Ganglienanlagen stossen, die von der Ganglienleiste stammen (Schnitt 223, 224). — An der Ventralseite zeigt der Schnitt 224 die noch mit den Seitenplatten zusammenhängenden ventralen Randstreifen schon dicht an einander gerückt (vergl. Schnitt 186) und in Differenzirung begriffen. Es lösen sich von ihnen fortwährend freie Mesodermzellen ab, die vor allem zur Bildung der proximalen Abschnitte der Dottervenen und der Ductus Cuvieri bestimmt sind. — In dem Bereiche des Schnittes 225 ist auch die Blutbildung in vollem Gange. Im Vergleiche mit dem auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 7 dargestellten Zustande ist ein weiterer Fortschritt zu bemerken. Die Lücken zwischen den centralen Zellballen der ventromedian vereinigten Randstreifen und deren peripheren sich abplattenden Zellen haben sich erweitert. Die centralen Zellen sind zum Theil frei geworden und erscheinen nun in der eiweisshaltigen, die Lücke erfüllenden Flüssigkeit suspendirt. Die einzelnen Lücken fliessen zu grösseren spaltförmigen Hohlräumen zusammen, deren abgeplattete Wandzellen den noch einschichtigen Seitenplatten dicht angelagert sind. Diese haben sich, wie bereits erwähnt, anscheinend an der äusseren Oberfläche des Angiohämoblastems medialwärts vorgeschoben. In Folge der Streckung der Ventralseite, die gerade im Gebiete der Blutanlagen besonders rasch erfolgt, erscheinen diese am Querschnitte nicht so zellreich wie früher (vergl. Schnitt 213). Sie sind auf eine grössere Strecke vertheilt. Dazu kommt, dass

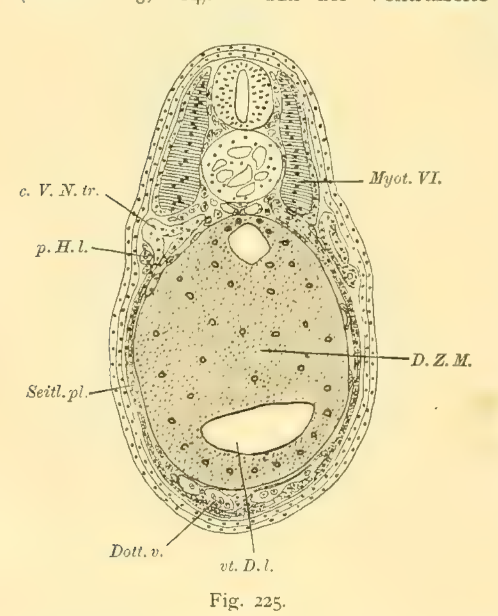


Fig. 225.

auch die Differenzirung der ventromedian vereinigten ventralen Randstreifen allmählich caudalwärts vorwärtsschreitet. Die einschichtige, vordere Wand des ventralen Darmlumens und weiter caudal die Dotterzellenmasse sind an der Bildung der Blut- und Gefässzellen vollkommen unbetheiligt. Diese sind ausschliesslich Derivate der ventralen, peristomal entstandenen Randstreifen des Mesoderms. Zu beiden Seiten finden sich zwischen der Dotterzellenmasse und den Seitenplatten freie Mesodermzellen eingezwängt, die in reger Proliferation begriffen sind. Sie stammen zum grössten Theile vom ventralen Angiohämoblastem und stossen bei ihrer Ausbreitung auf die von der Dorsalseite her vordringenden, anscheinend an Zahl viel geringeren Abkömmlinge der Angiosklerotome. Da und dort beginnen sich diese Zellen bereits rinnenförmig abzuplatten und sich zu kleinen Gefässzellenzügen zu vereinigen. Aus dieselbe Weise sind auch die in der Rumpfregion wohl nur in statu nascendi paarig angeordneten Aorten entstanden, die sich zwischen der Hypochorda und der dorsalen Darmwand mit einander vereinigen. Diese Vereinigung erfolgt nicht einheitlich, so dass man auf Medianschnitten (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 15) zwischen der Hypochorda und der dorsalen Darmwand einzelne Lumina bemerken kann, zwischen denen die Vereinigung erst im Vollzuge ist. Das Angiohämoblastem, d. h. die in Differenzirung begriffene Strecke des peristomalen Mesoderms ist in dieser Abbildung punktirt eingetragen (*A. h. bl.*).

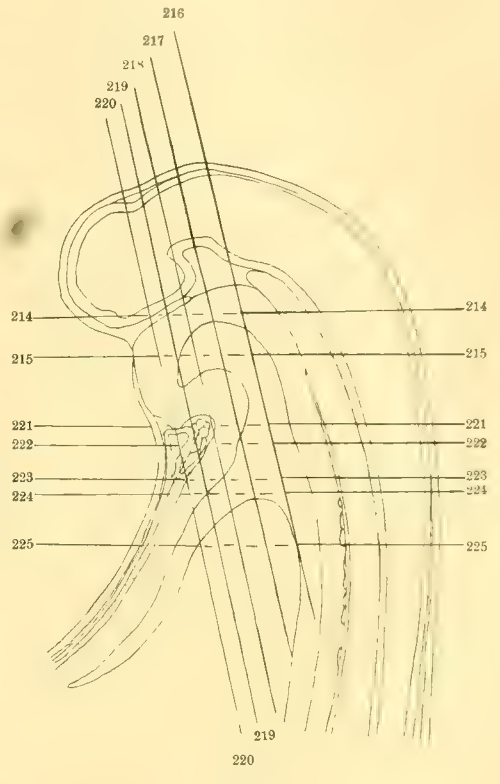


Fig. 226.

An dem frontal geschnittenen Embryo, nach welchem das auf Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 1 und 2 dargestellte Modell gefertigt ist, waren in der Differenzirung des Angiohämoblastems (der ventral vereinigten Randstreifen) weitere Fortschritte zu bemerken. Die Sonderung der centralen Blutzellen von den peripheren, abgeplatteten Elementen war bereits bis in die Körpermitte erfolgt, und das so entstandene, stellenweise verzweigte Lumen mit der Herzhöhle in Communication getreten. Von diesem ventralen Blut- und Gefässstrang erstrecken sich nach den beiden Seiten hin blind endigende Gefässanlagen. Allenthalben war die Dotterzellenmasse von in Differenzirung begriffenen, freien Mesodermzellen (Gefässzellen) überlagert. Die ersten Arterienbögen waren in ihren mittleren Abschnitten noch nicht angelegt. Dagegen waren die Aorten schon auf eine lange Strecke mit einander vereinigt. Im Vorderkopfe waren in der Bahn der Vena capitis medialis, an der Seite des Hirnrohres einzelne, isolirte Gefässanlagen entstanden.

Von einem etwa gleichaltrigen Embryo stammt die auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 1 abgebildete Stelle eines Querschnittes durch die Gegend der Acusticofacialisanlage, welche einen abnormen Befund darbietet. Gerade unterhalb und nach aussen vom vorderen Pole der Hörblase gegenüber der Facialisanlage tritt eine zapfenförmige Verdickung der Sinnesschichte des Ektoderms nach innen vor. Sie findet sich etwas über dem dorsalen Ende der ersten Schlundtasche, deren seitlicher Rand von einer im Schnitte schief getroffenen Verdickung der Sinnesschichte des Ektoderms (vergl. Schnitt 216) umfasst wird. Jene plakodenartige Bildung des Ektoderms zeigt einen ganz ähnlichen Bau, wie die Ciliarplakode in jüngeren Stadien. Die noch fragliche Bedeutung dieses Gebildes wird an späterer Stelle zu erörtern sein.

Kellicot hat einen gleichaltrigen *Ceratodus*-Embryo auf das Verhalten der ventralen Mesodermschnitte untersucht und glaubt auch noch in solchen Stadien deutliche Beweise für die Delamination des Mesoderms von

der Oberfläche der Dotterzellenmasse gefunden zu haben. Die Somatopleura und Splanchnopleura sollen sich sogar selbständig vom Hypoblast ablösen. „The somatopleura and splanchnopleura seem to be delaminated separately and not as continous sheets of tissue but interrupted in various places by spots where no delamination has occurred as yet" (p. 152). Etwa in der Ebene der von mir abgebildeten Schnitte 224 und 225 (vergl. KELLICOT, Taf. 12, Fig. 19) findet KELLICOT die vordere Wand des ventralen Darmlumens (welches übrigens irrthümlich als liver diverticulum bezeichnet wird), das Entoderm unregelmässig begrenzt und sich in freie Zellen auflösend. „In this region, too, the ventral surface of the hypoblast becomes quite irregular and exhibits a tendency to split off loose cells, leaving irregularities on the surface of the hypoblast wall" (p. 166). KELLICOT hatte nur Querschnitte untersucht. An solchen kann, zumal wenn die Schnittfläche etwas nach vorn geneigt ist, die im flachen Bogen verlaufende vordere Wand des ventralen Darmlumens schief getroffen werden. So ergeben sich Trugbilder, die in der von KELLICOT dargestellten Weise gedeutet werden können. Untersucht man aber die fraglichen Stellen an hierzu geeigneten Querschnitten oder an Sagittalschnitten, so ist jeder Zweifel ausgeschlossen. Es zeigt sich mit aller Evidenz, dass das Entoderm sowie die Dotterzellenmasse gegen das Mesoderm hin allenthalben scharf abgrenzbar sind. Die ventralwärts an ihrer Oberfläche sich ausbreitenden axialen Mesodermflügel sind anfänglich einheitlich und differenziren sich, in derselben Richtung fortschreitend, in die beiden Lamellen der Seitenplatten. Diese Thatsache möchte ich mit besonderem Nachdrucke hervorheben, da gerade *Ceratodus* eine Form ist, an welcher man sich mit aller Sicherheit davon überzeugen kann, dass das Mesoderm zum Entoderm und zur Dotterzellenmasse überhaupt und insbesondere im Bereiche der Blut- und Gefässanlagen lediglich nachbarliche Beziehungen aufweist. Der Ausdruck Mesentoderm hat absolut keine Berechtigung. KELLICOT versucht seine in ausführlicher Darlegung vorgebrachten Befunde mit den von BRACHET (1898) und JOHNSON (1903) vertretenen Auffassungen in Einklang zu bringen und kommt zu dem einigermaassen frappirenden Schluss: „Whether the endothelium be described as of mesoblastic or of hypoblastic origin, appears to me an idle question — an academic question of terminology, resulting in part from a failure to recognize certain differences in time relations" (p. 169). „Thus we have gradation between the socalled mesoblastic and the socalled hypoblastic origin of the endothelium" (p. 170). Solche Winkelzüge sind beim heutigen Stande der Frage, und insbesondere am *Ceratodus*-Material vollkommen überflüssig. In dieser Frage giebt es kein Vermitteln, sondern nur eine positive Entscheidung, und diese lautet dahin, dass das Endocardium und die übrige Gefässwand sowie die Blutzellen von ganz bestimmten Abschnitten des Mesoderms geliefert werden.

Im **Stadium 37/38** kommt gewissermaassen Leben in den Embryo. Wie SEMON (1893) bei der Aufzüchtung des Materials beobachten konnte, beginnt der Herzschlauch zu pulsiren, der Blutkreislauf setzt ein. — Die Seitwärtsbewegungen des in den allmählich sich ausdehnenden Eihüllen eingeschlossenen Embryos werden immer ausgiebiger. Die Streckung des Vorderkörpers ist nahezu vollendet (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 16; SEMON, 1893, Taf. 5, Fig. 37, 38). Die Chorda verläuft in diesem Körperabschnitte schon nahezu geradlinig, nur in der caudalen Körperhälfte erscheint sie noch ein wenig eingebogen. Die Schwanzknospe liegt nun der Mittelhirnbeuge genau gegenüber. Letztere macht, wie der Medianschnitt zeigt, schon fast einen halben Kreisbogen aus. Die beiden Blätter der sogenannten Sattelfalte (BING, 1905), die Wand des späteren Saccus vasculosus (BING) und der Boden der Rautenhöhle, stehen einander schon fast parallel. Die dorsale Wand des Mittelhirnes erscheint sowohl gegen das Zwischenhirn wie gegen das Rautenhirn deutlich abgegrenzt. Unmittelbar vor der Gegend der Commissura posterior tritt die halbkugelige Ausladung der Epiphyse vor (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 16; Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 3 *Epiph.*), die sich aus einer schon im vorhergehenden Stadium an dieser Stelle aufgetretenen Verdickung der Hirnwand entwickelt hat. Auch die erste Anlage des Velums ist bereits zu sehen. Der der Hypophyse anliegende Wandabschnitt des Vorderhirnes beginnt sich bereits zur Chiasmaplatte zu ver-

dicken. Unmittelbar vor dieser Verdickung bildet die Hirnwand den Grund einer queren Rinne, des Recessus praeopticus, welche die beiden Augenblasenstiele mit einander verbindet. Beim Vergleiche meiner Abbildung Taf. LIX/LX, Fig. 16, mit BING's Fig. 11, p. 545, fällt hinsichtlich des Verhaltens der Epiphyse eine Differenz auf, die darauf zurückzuführen ist, dass die Serie, nach welcher die Abbildung BING's gezeichnet ist, wie BING selbst bemerkt (p. 546), nicht ganz einwandfrei war. An einer neu angefertigten Serie fand ich an der betreffenden Stelle im Stadium 36 noch keine Ausstülpung vor und muss daher das von BING abgebildete Verhalten als ein Artefact erklären.

Der durch die Einkrümmung des Hirnrohres entstandene Darmscheitel weist eine Winkelöffnung von 90^0 auf. Dies zeigt sich auch am Ausgusse des Kiemendarmes (Taf. LIX/LX, Fig. 16), an welchem seitlich die Ausladungen der vier Schlundtaschen vortreten. Von diesen ist die zweite die längste. Ihr ventrales Ende überragt den medianen Ventralcontour des Kiemendarmes. Die ersten Schlundtaschen werden ventralwärts immer niedriger und laufen in der Region der Schilddrüsenanlage aus. Die Ausgüsse der vierten Schlundtaschen erscheinen als ganz niedrige, parallel mit den dritten Schlundtaschen verlaufende Leisten, die annähernd senkrecht auf die Chorda eingestellt sind. Der auf die Schlundtaschenregion folgende Vorderdarmabschnitt ist noch kurz, sein Lumen ist beiderseits biconvex begrenzt. Die ventrale Wand dieses Darmabschnittes wird von dem Zellmaterial der sogenannten Grenzfalte gebildet, welche nun weit geöffnet erscheint. Die in ihrer Concavität sich entfaltende Herzanlage biegt etwas nach rechts hin aus (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 9; Taf. XLVII/LXVIII, Fig. 3, 4) und wird daher von einem medianen Sagittalschnitt nicht mehr der Länge nach getroffen. — Die flaschenförmige Gestalt der Dotterzellenmasse tritt in Folge der zunehmenden Streckung des Embryos immer deutlicher hervor. Auch das spaltförmige ventrale Darmlumen ist dementsprechend in die Länge gezogen. Es lässt sich bis in das Gebiet des grössten Umfanges der Dotterzellenmasse verfolgen. In dieser Region sind auch zahlreiche isolirte, periphere Lücken in der Dotterzellenmasse vorhanden. Am caudalen Darmende bestehen ähnliche Verhältnisse wie im vorhergehenden Stadium.

Beim Vergleiche der Seitenansichten der auf Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 1—2, 3—4 abgebildeten Modelle fällt vor allem die Ausgestaltung der Hauptstämme des Gefässsystems auf, dessen Verhalten im caudalen Rumpfdrittel auf Taf. LVII/LVIII, Fig. 14 dargestellt ist. Das Gefässsystem kann nun als geschlossen betrachtet werden. Der pulsirende Herzschlauch treibt die Blutflüssigkeit durch die ersten Arterienbögen in die dorsalen Aortenwurzeln, die sich etwa in der Region der vierten Visceralbögen zum Aortenstamme vereinigen, der in seinem distalen Abschnitte durch mehrere Anastomosen mit dem weitmaschigen Dottervenennetze in Verbindung tritt. Letzteres ist bekanntlich für die Athmung und Ernährung des Embryos von der grössten Bedeutung. Das Dottervenennetz lässt noch einen caudalen Abschnitt der Dotterzellenmasse frei und tritt cranial durch Vermittelung der beiden Venenschenkel mit dem Herzen in Verbindung. — In kurzer Zeit haben sich sozusagen auf der ganzen Linie in bestimmten Bahnen die freien Mesodermzellen zu rohrförmigen Gebilden zusammengeschlossen. Seitliche Anastomosen verbinden ventrale und dorsale Längszüge, die einerseits durch die Differenzirung des Angiohämoblastems, andererseits des Angioskleroblastems entstanden sind. Schon ist auch das System der Cardinalvenen in Bildung begriffen. In ihren Bahnen vereinigen sich selbständig auftretende kurze Gefässabschnitte zu einheitlichen Stämmen. Die proximalen Abschnitte des Systems der Cardinalvenen, die Ductus Cuvieri, stehen mit den Venenschenkeln des Herzens bezw. mit dem Dottervenennetze zu beiden Seiten in enger Communication. Sie sind noch nicht in den Kreislauf eingeschaltet, da die zuführenden Arterien bezw. die terminale Venenanastomose noch nicht angelegt sind.

Am axialen Mesoderm nehmen wir in der Kiemenregion die Bildung bezw. die Isolirung des vierten Visceralbogens (zweiten Branchialbogens) wahr. Dieser wurde durch die inzwischen durchgebrochene vierte Schlundtasche vom axialen Mesodermmantel gesondert. Er ist entsprechend der geringen Ausdehnung der Durchbruch-

stelle noch ganz kurz. Der ventral von der Durchbruchstelle der ersten Schlundtasche gelegene Randabschnitt des axialen Mesoderms, das ventrale Verbindungsstück des Mandibular- und Hyoidbogens, hat sich von der Wand der Pericardialhöhle, dem vordersten Seitenplattenabschnitt, losgelöst, mit welchem das axiale Mesoderm der beiden ersten Branchialbögen noch im Zusammenhange steht. Die dorsale Abgrenzung der Seitenplatten ist also zwischen dem ventralen Ende der zweiten Schlundtasche und der Mitte der ventralen Kante des zweiten Myotomes noch nicht erfolgt. Das erste Dorsalsegment wird an seiner Aussenseite von der Vena cardinalis anterior gekreuzt, deren Wand sich in diesem Abschnitte aus freien Mesodermzellen gebildet hat, die sich hinter dem Hörbläschen von den dorsalen Abschnitten des ganz kurzen metotischen unsegmentirten Mesoderms losgelöst haben. Die folgenden Abschnitte dieser Vene sowie der Vena cardinalis posterior werden von freien Mesodermzellen gebildet, die von den aufgelösten Angiosklerotomen stammen und in den vorhergehenden Entwickelungsstadien in der Spalte zwischen den Seitenplatten und den Dorsalsegmenten gegen das Ektoderm zu vorgedrungen sind. Die Venen verlaufen in dem segmentirten Körperabschnitte unter den schaufelförmig vortretenden ventralen Myotomkanten (Myotomfortsätzen, s. l.). Die in der Vornierenregion in ein weitmaschiges Netzwerk aufgelöste Venenbahn ist ventral vom vierten Myotom mit dem vom Angiohämoblastem gebildeten Dottervenennetz in Verbindung getreten. An einer circumscripten Stelle sind die Seitenplatten dehiscent geworden, Elemente des Angioskleroblastems haben sich mit solchen des Angiohämoblastems zur Bildung der Ductus Cuvieri vereinigt. Diese Gefässabschnitte sind noch ganz eng (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 4) und, wie bereits erwähnt, noch nicht in den Kreislauf eingeschaltet. — Der Durchbruch der Seitenplatten vollzieht sich in der Ontogenese des *Ceratodus* insofern in etwas abgekürzter Weise, als die Seitenplatten zur Zeit der Anlage der Ductus Cuvieri an dieser Stelle noch nicht in zwei Lamellen gesondert, bezw. unter Bildung des Cölomspaltes auseinandergewichen sind. In der Phylogenese dürfte die Anlage dieses Gefässes wohl mit einer secundären Verlöthung dieser beiden Lamellen (Splanchnopleura und Somatopleura) eingeleitet worden sein. Das Sammelrohr der Vornierenanlage weist nun eine doppelte Biegung auf, auch die beiden Hauptcanälchen (Trichterstücke) beginnen sich einzukrümmen.

Am Hirnrohre zeigen sich die bereits bei der Besprechung des Medianschnittes erwähnten Besonderheiten (Abgrenzung des Zwischenhirnes, Epiphyse). — Die Ciliarplakode hat sich vom Ektoderm abgeschnürt und ist mit dem Ganglion ophthalmicum in Verbindung geblieben. Sie sitzt dem vorderen Ende desselben als kugeliges Knötchen auf. Der proximale Abschnitt dieses Ganglions wird durch die (am abgebildeten Modelle theilweise entfernte Wand) der zweiten Kopfhöhle (Prämandibularhöhle) in der Seitenansicht verdeckt. Die Ganglien und Nervenanlagen sind keineswegs immer rundlich und regelmässig begrenzt. Da und dort finden sich kleine Vorsprünge, so z. B. am abgebildeten Falle am Ganglion maxillomandibulare. Das Ganglion des Facialis erscheint an seiner Aussenseite etwas eingefurcht. Dieses Ganglion hat sich — ebenso wie das Ganglion des Glossopharyngeus — an das dorsale Ende der ersten bezw. der zweiten Schlundtaschen herangeschoben. — Im Verhalten des Vago-accessorius ist keine wesentliche Veränderung eingetreten. Im Bereiche des 2. und 3. Dorsalsegmentes sind die Derivate der Ganglienleiste nicht deutlich zu erkennen, bezw. gegen die freien Mesodermzellen abzugrenzen. Vom 4. Segmente an sind die Ganglienleisten in der mittleren Region des Körpers in einzelne metamere Zellcomplexe, die Spinalganglien, gegliedert, die der seitlichen Wand des Medullarrohres dicht anliegen und genau in der Mitte zwischen je zwei Myocommata angeordnet sind.

Zur Ergänzung der räumlichen Vorstellung sollen einige Frontalschnittbilder dienen, welche einander in ventrodorsaler Richtung folgen. Der erste dieser Schnitte (Schnitt 227) ist durch das Gebiet der äusseren Mundbucht gelegt, welche, wie die von SEMON (vergl. Taf. 5, Fig. 38 u) abgebildete Ventralansicht des Vorderkopfes erkennen lässt, eine dreieckig begrenzte Einsenkung bildet. Diese wird vorn von der Vorwölbung des Vorderhirnes, seitlich und caudal von den Mandibularbögen begrenzt. Die im Schnitte etwas flach getroffenen Riechplatten weisen an ihrer äusseren Oberfläche eine leichte Einsenkung auf, in deren Bereiche die Deckschichte

an einer ganz circumscripten Stelle discontinuirlich ist. An dieser Stelle liegt also das verdickte mehrschichtige Riechepithel frei zu Tage. Gegen das Vorderhirn, nach innen zu treten die Riechplatten buckelig vor und beginnen sich bereits von vorn her abzuschnüren (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 8). Dieser Vorgang setzt in derselben Weise ein, wie die Abschnürung der Hörblase und der Ciliarplakode. Medialwärts und caudalwärts verflacht sich die Verdickung der Riechplatten ganz allmählich. — Die ventralen Abschnitte der Mandibularbögen erscheinen bereits vom Pericardium abgelöst (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 3). Dies vollzieht sich in der Weise, dass die der Pericardhöhle zugewendeten Zellen des ursprünglich einheitlichen Mesodermmantels ein epitheliales Gefüge und eine cubische oder prismatische Gestalt annehmen. Sie grenzen sich dadurch gegen die benachbarten, noch indifferenten ziemlich grossen und reich mit Dotterplättchen beladenen Zellen des Mandibularbogens ab, die plump und meist polyedrisch gestaltet sind. Die noch winzige Schilddrüsenanlage bewirkt eine kleine Vorwölbung des Pericardium parietale. — Ueber die vordere epitheliale, einschichtige Wand des ventralen Darmlumens, sowie über die benachbarte Dotterzellenmasse spannt sich ein weitmaschiges Gefässnetz (vergl. auch Taf. LXII/LXIII, Fig. 8). Die Gefässe liegen dieser Unterlage flach an und verursachen ganz leichte Vorwölbungen der Seitenplatten. Die vorher in dieser Region vorhandenen und ventromedian vereinigten Randstreifen der Mesodermflügel (das Angiohämoblastem) haben sich vollkommen in freie Mesodermzellen (Gefässzellen) aufgelöst, die nach allen Richtungen, namentlich aber gegen die Herzanlage vorgedrungen sind. Die Blutbildung erfolgt nicht in diesen vordersten Abschnitten, sondern in der unmittelbar caudal anschliessenden Region.

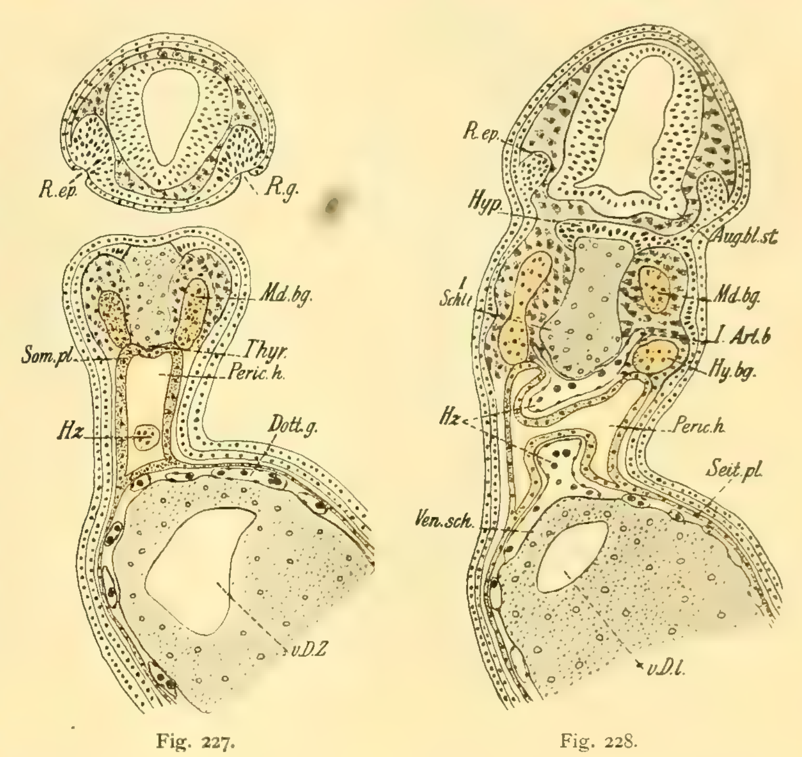


Fig. 227. Fig. 228.

Der Schnitt 228 trifft das arterielle und das venöse Ende des Herzschlauches, in welch' letzteres von der caudalen Seite her bereits Blutkörperchen eingeschwemmt worden sind. In das venöse Ende münden die beiden Venenschenkel, deren Anordnung auch aus Taf. LXII/LXIII, Fig. 8 zu ersehen ist. Die Venenschenkel und der grösste Theil des Endocardiums sind dem Gesagten zufolge Derivate des vorderen Endabschnittes der verdickten Randstreifen des Mesoderms, des Angiohämoblastems. — Das arterielle Ende des Herzschlauches grenzt unmittelbar an die Schilddrüsenanlage. Es theilt sich in die beiden auseinanderweichenden ersten Arterienbögen, die zu beiden Seiten der Schilddrüsenanlage emporsteigen und die ventralen Enden der ersten Schlundtaschen überkreuzen (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 8). Sie gelangen auf diesem Wege, ohne die Hyoidbögen passirt zu haben, in die Mandibularbögen. Das arterielle Ende des Herzschlauches befindet sich also zwischen den Hyoid- und Mandibularbögen. Das axiale Mesoderm dieser Bögen hängt ventral von der Durchbruchstelle der ersten Schlundtaschen zusammen und verdeckt in der Seitenansicht die proximalen Abschnitte der ersten Arterienbögen (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 3). Diese ventrale Verbindung der beiden vorderen

Visceralbögen, die sich, wie bereits oben erwähnt wurde, vom Pericardium abgeschnürt hat, ist dadurch erhalten geblieben, dass die ersten Schlundtaschen nicht bis zum Seitenplattenabschnitte ventral durchgeschnitten haben, wie z. B. die folgenden Schlundtaschen. — Der Schnitt 228 zeigt ferner die Abgangsstelle der Hypophyse, welche dem oralen Darmende unmittelbar angelagert ist. Unmittelbar vor den Augenblasenstielen sind die Wölbungen der Riechplatten getroffen.

Auf Frontalschnitten lässt sich der nach rechts ausbiegende Herzschlauch in seiner ganzen Länge zur Darstellung bringen. Ein solcher Schnitt ist in der Textfig. 229 abgezeichnet. Das nach einem anderen Embryo gefertigte Plattenmodell (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 9) zeigt diese Krümmung des in dem beengten Raume der Grenzfalte sehr rasch in die Länge wachsenden Herzschlauches noch viel stärker ausgebildet. — Die Wand des engen ventralen Darmlumens einerseits, die ventrale Wand des Kiemendarmes andererseits bilden

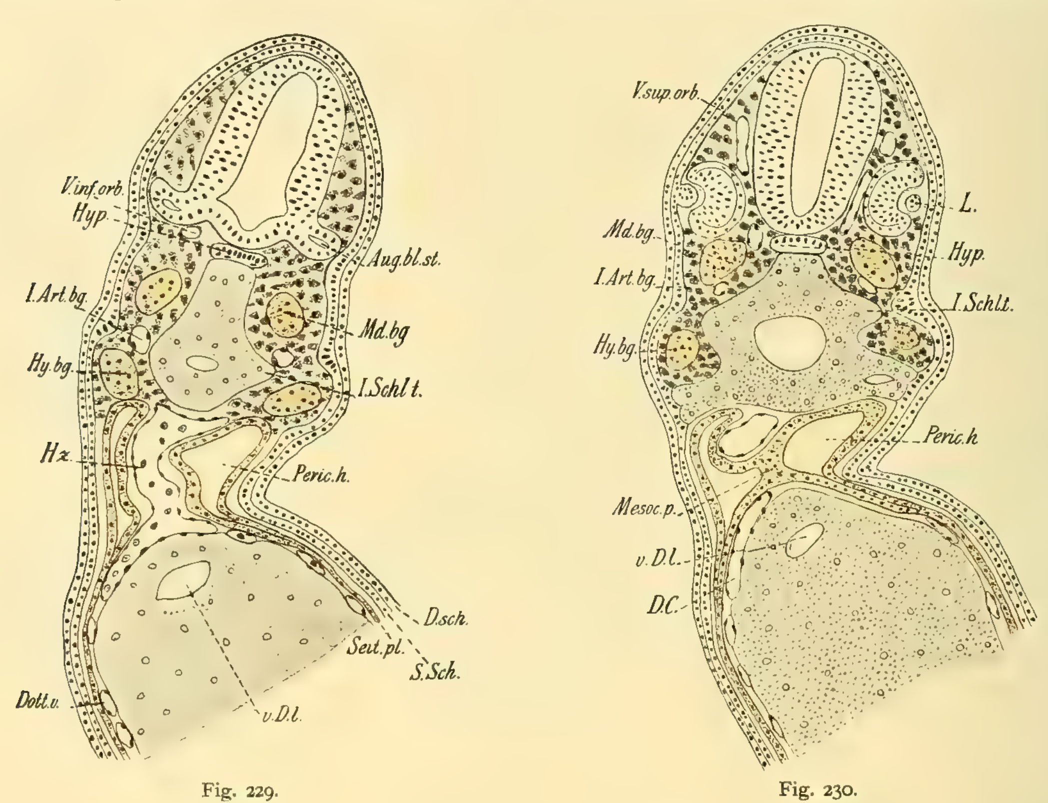


Fig. 229. Fig. 230.

gewissermaassen die Fixpunkte der Herzanlage, zwischen denen diese sich entfaltet. — Zwischen der einschichtigen epithelialen Hirnwand und dem zusammengeschobenen Entoderm des oralen Darmendes liegt die Hypophyse eingekeilt, an der sich bereits eine Sonderung in zwei Zellschichten bemerkbar macht. Die eine, dem Hirnrohre zugewendete Zellschichte besteht aus hohen cylindrischen oder prismatischen Elementen, die dem Entoderm zugewendete aus sich abplattenden Elementen. An den basalen Seiten der Zellen treten Pigmentkörnchen auf. — In der Nachbarschaft des Augenblasenstieles (im Schnittbilde linkerseits) beginnen sich freie Mesodermzellen zur Bildung der Vena infraorbitalis zu vereinigen, die noch nicht continuirlich angelegt ist. — Der erste Arterienbogen ist linkerseits gerade an der Stelle durchgeschnitten, wo er in den Mandibularbogen eintritt. Er liegt in diesem Abschnitte dem Entoderm unmittelbar an. Etwas weiter dorsal (Schnitt 230) nähert er sich dem axialen Mesoderm der Mandibularbögen. An der medialen Seite des axialen Mesoderms der Mandibularbögen senkt sich die Vena infraorbitalis in die Tiefe. Seitlich vom Hirnrohre sind die vordersten Abschnitte der Vena

supraorbitalis aufgetreten, in denen die Vena capitis medialis wurzelt. Die durch die Vereinigung freier Mesodermzellen entstandenen Gefässabschnitte sind noch nicht vollkommen geschlossen. Ihr Lumen steht noch an manchen Stellen mit den (übrigen) intercellulären Spalten in Communication. In die napfförmige Vertiefung der Augenbecher hat sich die Linsenanlage eingesenkt, die sich vom Ektoderm bereits abzulösen beginnt. — Die ventrolateralen Ränder der ersten Schlundtaschen werden durch vortretende freie Mesodermzellen immer mehr von den ihnen gegenüberliegenden leistenförmigen Verdickungen der Sinnesschichte des Ektoderms abgedrängt. — Vom Herzschlauche ist nur ein Theil des arteriellen Endes getroffen. In der Concavität der entodermalen Grenzfalte spannt sich das Mesocardium posterius aus, welches noch in ganzer Ausdehnung erhalten ist (vergl. auch Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 4). Der zwischen der Splanchnopleura und der epithelialen Wand des ventralen Darmlumens (linkerseits) gelegene Gefässdurchschnitt gehört der dorsalen Randvene des Dottergefässnetzes an, in welche an der durch den Verweisstrich gekennzeichneten Stelle der Ductus Cuvieri sich einsenkt.

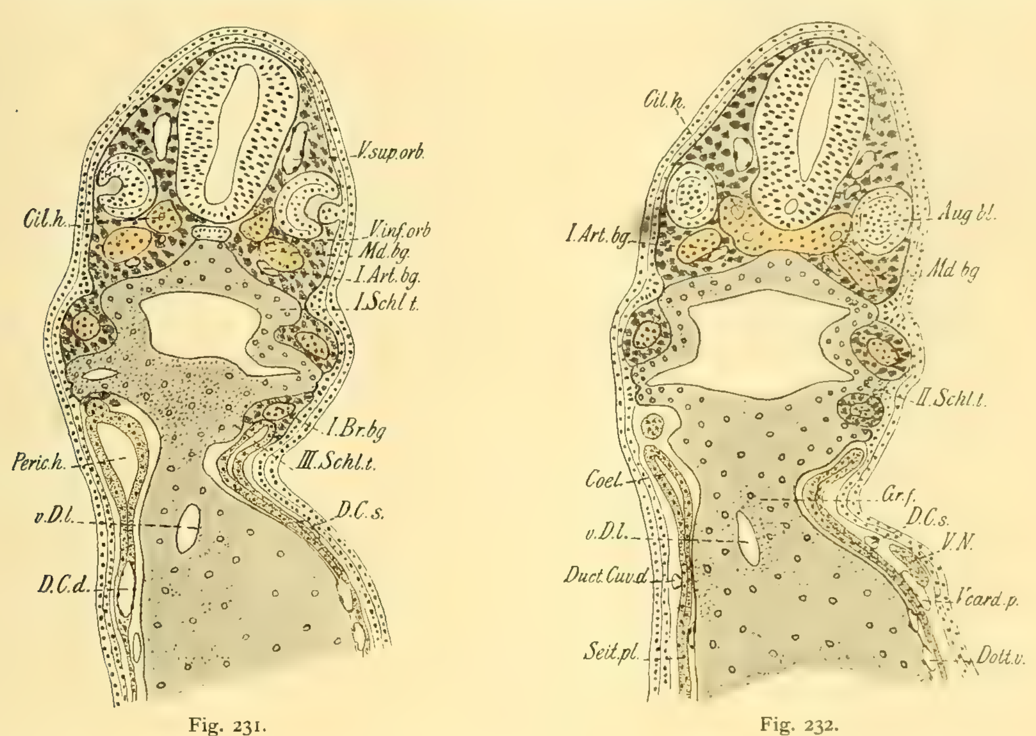


Fig. 231. Fig. 232.

Ein 60 μ weiter dorsal geführter Parallelschnitt 231 legt die vordersten Enden der axialen Mesodermflügel frei, in denen kleine centrale Hohlräume aufgetreten sind, die Ciliarhöhlen. Es scheint daher dieser Mesodermabschnitt etwas umfangreicher, als im vorhergehenden Stadium. Er beginnt sich bereits keilförmig zwischen die Hirnwand und die Augenbecher einzudrängen. Die Wand der Ciliarhöhlen grenzt unmittelbar an die Mandibularbögen, an deren medialer Seite die ersten Arterienbögen verlaufen. — Auf das Verhalten der seitlichen Ränder der Schlundtaschen wird an späterer Stelle zurückzukommen sein. — Auf der rechten Seite des Schnittbildes ist das ventrale Ende der dritten Schlundtasche zu sehen, das etwas gegen die Pericardialhöhle vortritt. Der erste Branchialbogen hängt ventral mit dem Pericardium noch zusammen, ist aber bereits in Abschnürung begriffen. An ihrer cranialen Seite sind diese axialen Mesodermstränge von freien Mesodermzellen umgeben, die sich von der Dorsalseite vorgeschoben haben. — Der Ductus Cuvieri dexter ist gerade beim Durchtritte durch die Seitenplatten getroffen. — Der Schnitt 232 zeigt das quere Verbindungsstück der beiden Ciliarhöhlen, deren Lumen auch seitliche Divertikel aufweisen kann. — Zu

beiden Seiten des Hirnrohres, dessen Sattelfalte nahe ihrem Firste durchschnitten ist, verlaufen die Venae supraorbitales. Die Anlagen der Venae infraorbitales lassen sich noch nicht so weit verfolgen. Die dorsolateralen Abschnitte der ersten Schlundtaschen stehen mit den ihnen gegenüberliegenden leistenförmigen Verdickungen der Sinnesschichte des Ektoderms im Zusammenhange. — Das axiale Mesoderm des dritten Visceralbogens ist (rechterseits) rings von freien Mesodermzellen umgeben. Auf dieser Seite erreicht der Schnitt bereits das schleifenförmig gewundene Sammelrohr der Vornierenanlage, um welche sich die Vena cardinalis posterior in ein weitmaschiges Geflecht auflöst. — Unter den Seitenplatten liegen die Dottervenen, in seichte Rinnen der Oberfläche der Dotterzellenmasse eingebettet. — Das ventrale Darmlumen ist in seinem proximalen Abschnitte getroffen und erscheint von beiden Seiten her erheblich eingeengt. — Ein Schnitt durch die Abgangsstelle des ventralen Darmlumens ist in Textfig. 233 dargestellt. — Das zwischen der dorsalen Darmwand und dem Hirnrohre gelegene,

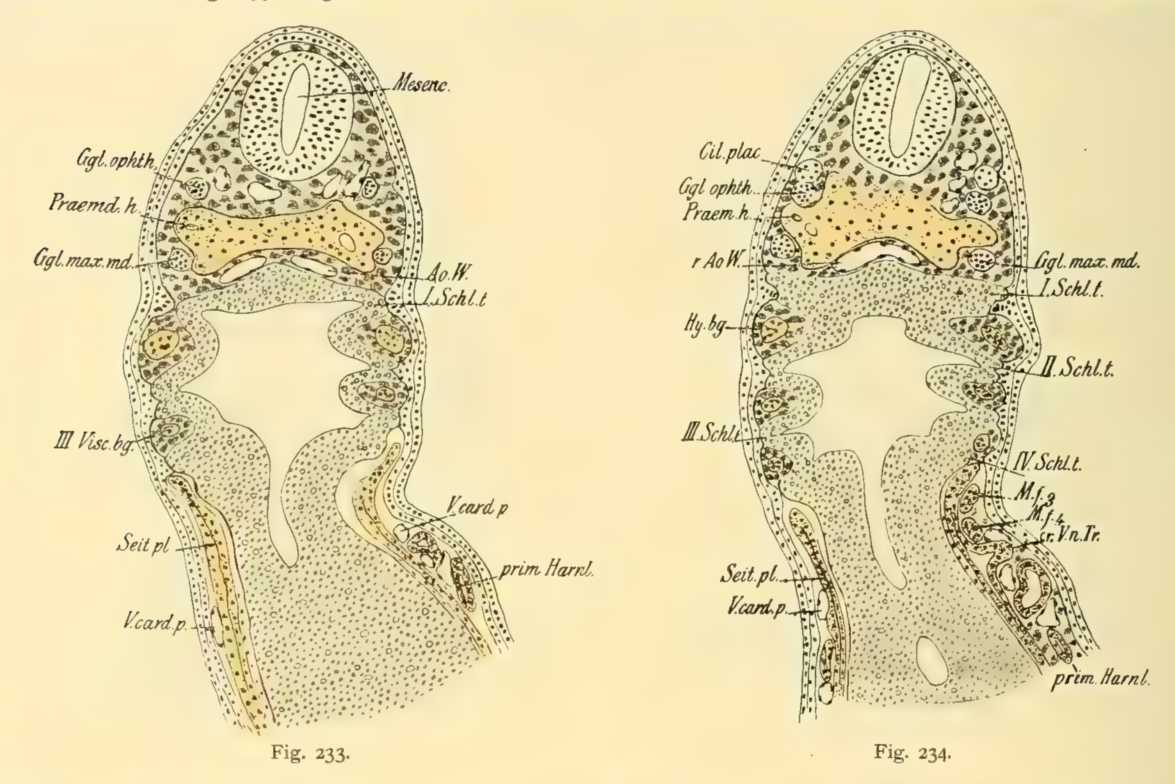


Fig. 233. Fig. 234.

dorsomedian vereinigte axiale Mesoderm tritt nach beiden Seiten zwischen den beiden Ganglien des Trigeminus vor und bildet in diesen Abschnitten die Wand der Prämandibularhöhle. Von der ursprünglichen, paarigen Anordnung der axialen Mesodermflügel ist nichts mehr zu bemerken. Die freien Mesodermzellen, die sich zwischen dem axialen Mesoderm und der dorsalen Darmwand angesammelt und die Aortenwurzeln gebildet haben, stammen alle von den Zellen ab, die sich schon in früheren Stadien (vergl. Schnitt 99) an den Vorderseiten der ersten Schlundtaschen medialwärts vorgeschoben haben. — Die vierten Schlundtaschen sind in dieser Region im Begriffe, das ihnen vorgelagerte axiale Mesoderm zu durchbrechen. In der Ebene des folgenden Schnittes 234 haben sie bereits das Ektoderm erreicht und das axiale Mesoderm des vierten Visceralbogens isolirt. — Im Vorderkopfgebiete ist die Ciliarplakode getroffen, die sich von der Sinnesschichte des Ektoderms bereits abgelöst hat. Eine kegelförmige Erhebung der Sinnesschichte kennzeichnet noch die Stelle des ursprünglichen Zusammenhanges. Vorn und medial ist dieses Ciliarknötchen von freien Mesodermzellen umgeben, die auf der rechten Seite ein Venennetz gebildet haben. Auf der gegenüberliegenden Seite erscheint die Gefässbahn

an dieser Stelle unterbrochen, noch nicht angelegt. Der caudalen Seite des Ciliarknötchens liegt das Ganglion ophthalmicum unmittelbar an; zwischen diesem und dem ventralen Fortsatze des Ganglion maxillomandibulare die Wand der Prämandibularhöhle. Auch in dieser Region wendet das prächordale Mesoderm der Darmwand eine glatte Oberfläche zu. In der Nachbarschaft des Hirnrohres beginnt sich das axiale Mesoderm aufzulockern, dagegen erscheint es seitlich und in der Nachbarschaft der Darmwand deutlich von den freien Mesodermzellen abgrenzbar. — Zwischen ihm und der Darmwand ist es zur Bildung einer Anastomose zwischen den beiden Aortenwurzeln gekommen, die an dem gleichalterigen Embryo, der zur Anfertigung des auf Taf. LXII/LXIII, Fig. 9 dargestellten Modelles diente, noch nicht vorhanden war. — Untersuchen wir die dorsalen Enden der ersten Schlundtaschen genauer, dann bemerken wir an deren caudalen Seiten keilförmige Verdickungen der Sinnesschichte des Ektoderms, welche die ersten Anlagen der Hyomandibularplakoden bilden. An den zweiten Schlundtaschen bietet sich ein anderes Bild dar. In diese tritt ihrer ganzen Länge nach eine kielförmige Verdickung der Sinnesschichte des Ektoderms ein, so dass die seitlichen Ränder gewissermaassen eingespalten erscheinen. Dieser Vorgang leitet die Bildung der Kiemenspalten ein. Die dritten und vierten Schlundtaschen zeigen an der Stelle, wo sie das Ektoderm berühren, noch das ursprüngliche Verhalten. — Nun ist auch auf der linken Seite das schleifenförmig ausgebogene Sammelrohr der Vornierenanlage erreicht. Rechterseits sieht man bereits den cranialen Vornierentrichter, in dessen Nachbarschaft die Vereinigung der Venae cardinales stattfindet. Der primäre Harnleiter ist schief durchgeschnitten. Vor dem cranialen Nephrostom liegen an der Aussenfläche der Seitenplatten zwei abgeplattete Zellcomplexe, die ventralen Myotomfortsätze des 3. und 4. Dorsalsegmentes (*M.f. 3, 4*).

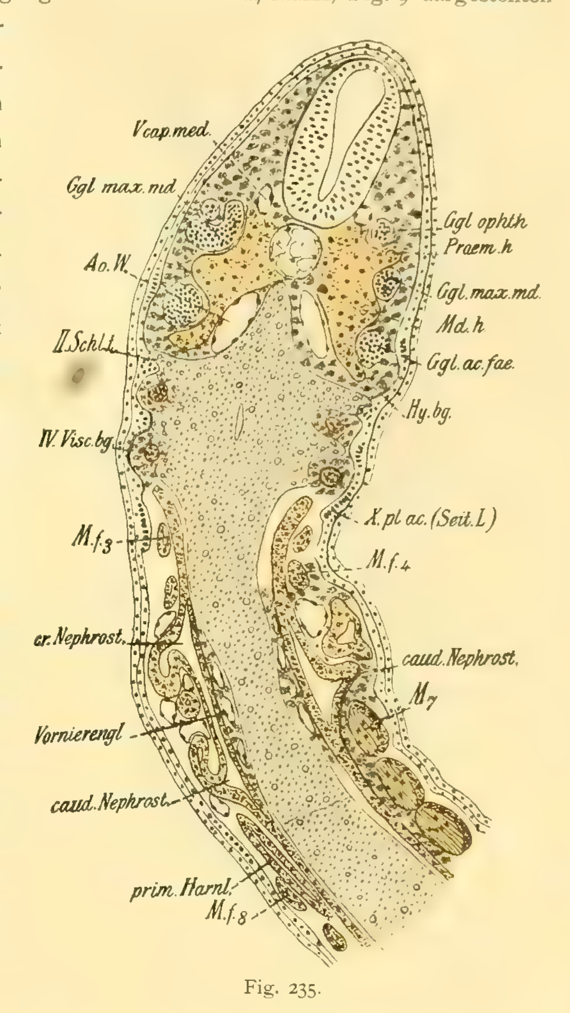


Fig. 235.

Der Schnitt 235 kappt gewissermaassen die dorsale Darmwand ihrer Länge nach. Vorn erreicht er noch die dorsalen Enden der zweiten, dritten und vierten Schlundtaschen, von denen die zweiten ein ganz ähnliches Verhalten aufweisen, wie im vorhergehenden Schnitte die ersten. Es findet bereits die Anlage der hyobranchialen Plakoden statt. Diese dorsomediane Darmwand bildet eine kielförmige Vorragung, zu deren beiden Seiten die Aortenwurzeln gelegen sind (vergl. auch Taf. LXII/LXIII, Fig. 10). Diese werden von den deutlich abgrenzbaren axialen Mesodermflügeln überlagert, in deren Aussenfläche die Ganglienanlagen eingebettet sind. Zuvörderst das Ganglion ophthalmicum, dessen Hauptmasse in der Nachbarschaft des Ciliarknötchens gelegen ist. Auf der linken Seite des Schnittbildes ist die Vereinigung dieses Ganglions mit dem Ganglion maxillomandibulare zum Complex des Trigeminus dargestellt. Letzteres bildet ventralwärts einen Fortsatz aus, welcher der hinteren Wand der Prämandibularhöhle anliegt. Zwischen der Trigeminusanlage und dem Ganglion acusticofaciale tritt die seitliche Wand der Mandibularhöhle nach aussen vor, die gemeinsam mit der in ihrer ventralen Fortsetzung gelegenen Mesodermkante (Schnitte 233, 234, sowie Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 3) den Musculus masseter liefert. Schräg gegenüber den vierten Schlundtaschen erscheint die Sinnesschichte des Ektoderms im

Bereiche eines längsovalen Feldes verdickt und tritt wulstförmig nach innen zu vor. Diese Verdickung, die Anlage der Seitenlinie, ist namentlich caudalwärts deutlich gegen die Umgebung abgegrenzt. Unmittelbar unter dieser Vagusplakode liegt der ventrale Fortsatz des dritten Myotomes. Diesem folgt der vierte, der cranial vom vorderen Nephrostom der Vorniere gelegen ist. Letzteres ist auf der linken Seite zugleich mit dem caudalen Nephrostom eröffnet. Die Vornierenanlage ist von einem weitmaschigen Venennetz umsponnen und durchzogen, in welches von der caudalen Seite her die Vena cardinalis posterior eintritt. Die beiden Vornierentrichter sind bereits auf eine ansehnliche Strecke auseinandergerückt, die ihre ursprüngliche Entfernung (Myotombreite) um das Doppelte übertrifft. Ihnen gegenüber wird die Splanchnopleura durch die Anlage des Vornierenglomerulus vorgewölbt, dessen Anordnung auch aus Taf. LXII/LXIII, Fig. 10; Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 4 zu ersehen ist.

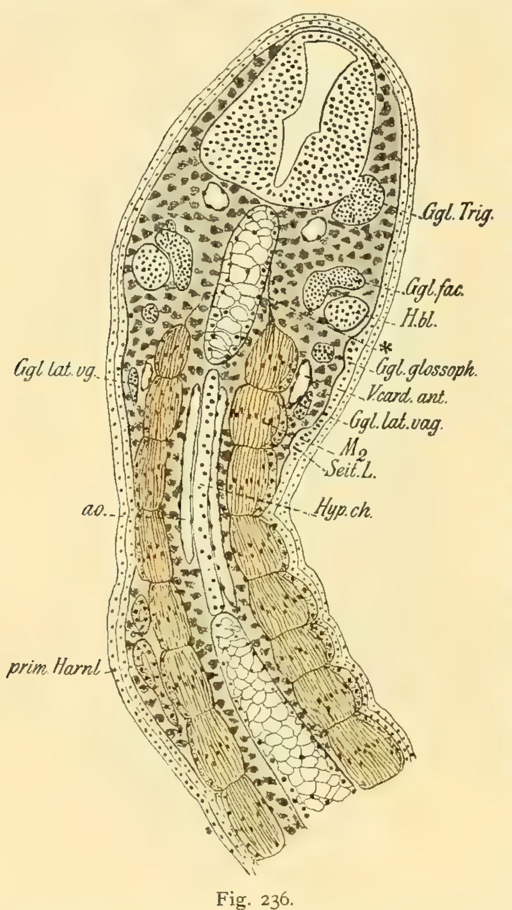


Fig. 236.

Der Schnitt 236 ist durch die Chorda dorsalis gelegt, die in Folge der geringen Krümmung des Embryos zweimal schräg getroffen erscheint. Zwischen den beiden Durchschnitten zieht sich die Hypochorda hin, an deren beiden Seiten die Aorta eröffnet ist, in deren dorsomediane Wand sich die Hypochorda einsenkt (vergl. auch Taf. LXII/LXIII, Fig. 10). Die paarigen Anlagen dieses Gefässstammes hatten sich schon im vorhergehenden Stadium zwischen der dorsalen Darmwand und der Hypochorda mit einander vereinigt. Medial von der Myotomreihe breitet sich ein Netzwerk von freien Mesodermzellen aus, die von den aufgelösten Angiosklerotomen stammen. — An der Aussenseite des 1. Dorsalsegmentes zieht die Vena cardinalis anterior gegen die Oberfläche der Seitenplatten herab, wobei sie von der Vagusanlage überlagert und gekreuzt wird. Die Glossopharyngeusanlage wendet sich gegenüber dem vorderen Rande des ersten Myotomes, etwas hinter dem Hörbläschen dem dorsalen Ende der zweiten Schlundtasche zu. — Dem vorderen, ventralen Quadranten der Hörblase liegt das Ganglion acusticofaciale an, welches noch durch einen ansehnlichen Zwischenraum vom Ganglion maxillomandibulare des Trigeminus getrennt wird.

Die Dorsalsegmente sind, wie die bei stärkerer Vergrösserung auf Taf. LXXIV, Fig. 2 abgebildete Stelle, aus einem nachbarlichen Schnitte derselben Serie zeigt, an ihrer ganzen Oberfläche von einer mit Karmin sich lebhaft färbenden, structurlosen Membran umgeben. Diese wird bereits sichtbar, wenn die mediale Wand der Segmente sich zu den Myotomen zu differenziren beginnt und durch ihre Verdickung die Segmenthöhle zur Obliteration bringt. Dieses structurlose Häutchen, welches ich als Segmentscheide (*So. sch.*, vergl. auch Taf. LXXIV, Fig. 3 und 4) bezeichnen will, ist also eine Basalmembran der epithelialen Wand der Dorsalsegmente, die nach vollzogener Ablösung der Angiosklerotome aus dem Myotom (mediale Wand) und der Cutisplatte (laterale Wand) bestehen. In Folge einer geringgradigen Schrumpfung dieser Wandabschnitte erscheint die Segmentscheide im abgebildeten Schnitte von den Zellen, die sie gebildet haben, etwas abgelöst. Im Bereiche der Segmentgrenzen, der sogenannten Myosepten oder Myocommata vereinigen sich die benachbarten Basalmembranen zu einer scheinbar einheitlichen Schichte, die indess an manchen Stellen doppelt contourirt ist. Mit dieser Basalmembran stehen auch die Fibrillen der Myotomzellen in inniger Verbindung (vergl.

auch Taf. LXXIV, Fig. 1). Die Anlage der Segmentscheiden lässt sich auch bei älteren Embryonen noch deutlich verfolgen, weil die Ausbildung und Differenzirung der Dorsalsegmente allmählich caudalwärts fortschreitet und die zuletzt entstandenen, distalen Segmente in ihrem Aufbau den zuerst entstandenen, proximalen Segmenten vollkommen gleichen.

Eine ganz ähnliche Basalmembran bilden auch die Zellen der Sinnesschichte des Ektoderms an ihrer inneren (basalen) Oberfläche aus. Diese Membran ist im abgebildeten Schnitte durch die theilweise Abhebung des Ektoderms von der Sinnesschichte isolirt, sie ist den Scheiden der unmittelbar unter dem Ektoderm gelegenen Dorsalsegmente dicht angelagert. Erst nachträglich schieben sich zwischen die beiden Membranen abgeplattete freie Mesodermzellen ein, die von den aufgelösten Angiosklerotomen stammen und durch den Spalt zwischen den Seitenplatten und den ventralen Myotomkanten nach aussen gelangt sind. Solche Zellen schieben sich auch zwischen der elastischen primären Chordascheide, die sich ebenfalls mit Karmin intensiv färbt, und der Basalmembran der Myotome dorsalwärts empor. Alle diese Zellen sind der Segmentscheide dicht angelagert, meist abgeplattet und der Fläche nach ausgebreitet. — Von besonderer Bedeutung ist aber das Verhalten der Segmentscheide am vorderen Ende der Myotomreihe. Hier zeigt sich, dass von der Basalmembran der vordersten Myotome eine anscheinend structurlose (möglicher Weise in Folge der Fixirung) etwas gewellte Platte gegen das vordere Ende der Chorda verläuft (Taf. LXXIV, Fig. 2 ×), woselbst sie mit der elastischen Chordascheide verschmilzt. Diese Platte ist zweifellos ein Differenzirungsproduct freier Mesodermzellen, die an manchen Stellen in sie eingebettet erscheinen (z. B. linkerseits bei ×). Durch diese Platte wird die Myotomreihe gewissermaassen nach vorn verankert und gewinnt daher bei ihrer Contraction einen sicheren Rückhalt.

Wir haben also eine Einrichtung vor uns, die für die Beweglichkeit des Körpers von grosser Bedeutung und offenbar unter dem gestaltenden Einfluss der Function entstanden ist. — Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass weder die Segmentscheiden noch die Basalmembran des Ektoderms etwa als Differenzirungsproducte der Bindegewebszellen zu betrachten sind, wie dies Rabl für die letztere angiebt (1889, p. 50). Sowohl die Segmentscheiden wie die Basalmembran der Sinnesschichte des Ektoderms sind in Gebieten, wo weit und breit keine Mesodermzellen zu sehen sind, deutlich nachweisbar — z. B. im Bereiche der caudalsten Myotome, wo sich die Angiosklerotome noch nicht abgelöst haben und auch von vorn her noch keine freien Mesodermzellen vorgedrungen sind.

Von derselben Serie sind noch zwei andere Schnitte auf Taf. LXXIV, Fig. 3 und 4 bei stärkerer Vergrösserung (theilweise) abgebildet. Der Schnitt, welcher der Fig. 3 zu Grunde liegt, ist etwas weiter dorsal, aber noch in der Höhe der Chorda dorsalis geführt, deren charakteristisches Wabenwerk eine ganz unregelmässige Gestaltung zeigt. Die Entstehung der fast den ganzen Zellleib ausfüllenden (zum Theil möglicher Weise auch scheinbar intercellulär gelegenen) Vacuolen lässt sich in der caudalen Körperregion noch deutlich verfolgen (vergl. Schnitt 249). Da die Chordazellen bereits vor dem Auftreten der Vacuolen die bekannten geldrollenartigen Anordnungen gewinnen, so fällt es einigermaassen schwer, zu entscheiden, ob die Vacuolen, wie Rabl (1889) meint, „ausschliesslich an der basalen Seite der Zellen" entstehen. Nach der geldrollenartigen Umordnung ist zweifellos auch die ursprünglich freie, centrale Seite an die äussere Oberfläche des Chordastabes gelangt und erscheint dann von der schon von vornherein oberflächlich gelegenen Seite nicht abgrenzbar. Sie bildet mit dieser den Rand der scheibenförmig abgeplatteten Chordazellen, in deren centralen Abschnitten, in der Umgebung der gleichfalls stark abgeplatteten Kerne die ersten Vacuolen auftreten. Ich kann also die betreffende Angabe Rabl's weder für *Ceratodus*, noch für die Amphibien bestätigen. — Der Schnitt der Taf. LXXIV, Fig. 3 lässt die Verschmelzung der einander zugewendeten Segmentscheiden (im Bereiche der Myocommata), sowie deren Verbindung mit der Basalmembran des Ektoderms deutlich erkennen. Zwischen beiden Membranen

liegen da und dort abgeplattete freie Mesodermzellen eingekeilt, desgleichen zwischen der Segmentscheide und der elastischen Chordascheide. Die abgeplatteten Zellen der Myotome sind schräg durchschnitten, so dass sie im Schnitte als schmale, von den Fibrillen durchzogene kernreiche Streifen erscheinen. — Im Bereiche des Neuralrohres (Schnittbild 4) sind die medialen Abschnitte der Segmentscheiden von der Umgebung besser isolirt. Im Bereiche der Mitte der Myotome liegen ihnen unmittelbar die Spinalganglien an, von denen eigentlich erst die fünften deutlich abgrenzbar und von normaler Grösse sind. Die vierten und erst die dritten Spinalganglien sind in ihrem Auftreten sehr inconstant. Manchmal gelingt es, an ihrer Stelle kleine Zellballen nachzuweisen, die von den nachbarlichen freien Mesodermzellen schwer abzugrenzen sind. Auch in späteren Stadien kommt es in diesem Bereiche nicht zur Bildung von distincten Spinalganglien. Die Zellen der Cutisplatten der Dorsalsegmente sind stark abgeplattet und liegen in einschichtiger Anordnung den ursprünglich freien Oberflächen der Myotomzellen an.

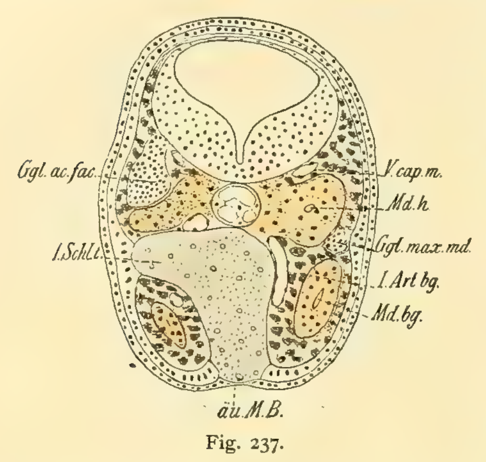


Fig. 237.

Es folgen noch einige Querschnittsbilder, deren erstes (Schnitt 237) nach einem durch das vordere Chordaende geführten Schnitte gezeichnet ist. Die dorsomedianen Abschnitte des zu beiden Seiten der Chorda gelegenen axialen Mesoderms beginnen sich bereits in freie Mesodermzellen aufzulösen. Es ist gerade der unmittelbar vor dem Ganglion acusticofaciale gelegene Theil unsegmentirten Mesoderms getroffen, in welchem die dritte Kopfhöhle (Mandibularhöhle) aufgetreten ist (vergl. auch Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 3). Rechterseits ist der erste Arterienbogen an der Stelle getroffen, wo er an der Seite des Darmscheitels in die dorsale Aortenwurzel übergeht (vergl. auch Taf. LXII/LXIII, Fig. 8). Auf der anderen Seite ist medial vom Ganglion acusticofaciale die Vena capitis medialis getroffen. Das orale Darmende ist senkrecht auf die äussere Oberfläche des Ektoderms durchschnitten, dessen Sinnesschichte zu beiden Seiten die Entodermzellen umgrenzt. Vorn setzt sich (wie Sagittalschnitte zeigen) der so gebildete Rand unmittelbar in die Hypophysenanlage fort. Innerhalb der oralen Berührungszone ist das Ektoderm einschichtig geblieben und erheblich verdünnt. Diese Zellschichte geht am Rande der Berührungszone in die Deckschichte des nachbarlichen Ektoderms über.

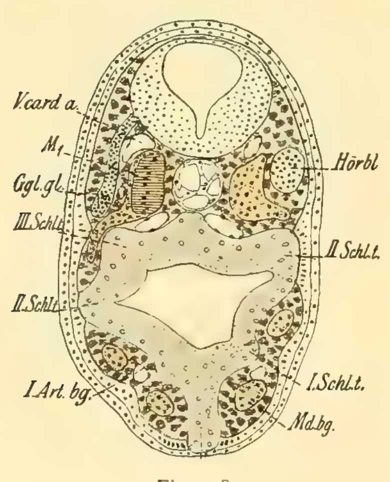


Fig. 238.

Der Schnitt 238 ist linkerseits durch die gemeinsame Wurzel des Glossopharyngeus-vagus gelegt, unter welchem die Vena capitis medialis (vorläufig noch die einzige Wurzel der Vena cardinalis anterior) den dorsalen Rand des ersten Myotomes überkreuzt. Das erste Myotom steht noch mit den ventral benachbarten Abschnitten des axialen Mesoderms in continuirlichem Zusammenhange. Das 1. Dorsalsegment erscheint also weder nach vorn, noch ventralwärts (abgesehen von seiner histologischen Differenzirung) abgrenzbar. Auf der anderen Seite des Schnittes ist der kurze — geradezu minimale — metotische Abschnitt des unsegmentirten Mesoderms getroffen. Die dritten Schlundtaschen sind linkerseits in ihren dorsalen, die rechten in ihren ventralen Abschnitten erreicht. Der Schnitt geht also durch die Stelle, wo das axiale Mesoderm des dritten Visceralbogens mit dem metotischen axialen Mesoderm zusammenhängt.

Auch das 2. Dorsalsegment steht, wie bereits oben erwähnt wurde und das Schnittbild 239 veranschaulicht, in seiner vorderen Hälfte noch mit den ventral benachbarten Abschnitten des Mesoderms im Zusammenhange.

Dieses ist zuletzt von den vierten Schlundtaschen durchbrochen worden. Der Schnitt zeigt rechterseits das axiale Mesoderm des vierten Visceralbogens, welches nur in Folge der geringen Neigung der Schnittebene zugleich mit dem 2. Dorsalsegment getroffen ist. An der Seitenansicht des auf Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 3 abgebildeten Modelles zeigt sich, dass dieser Branchialbogen eigentlich (indirect) mit dem 1. Dorsalsegment zusammenhängt und diesem zugehört. — Ventral ist das erweiterte craniale Ende des Herzschlauches freigelegt, welches im dilatirten Zustande die Pericardialhöhle (in dem betreffenden Abschnitte) fast vollständig verdrängt. — Die caudale Hälfte des 2. Dorsalsegmentes hat sich jedoch bereits im Stadium 34 von dem Seitenplattenabschnitte des Mesoderms abgegrenzt (vergl. Schnitt 240). Zwischen die beiden Mesodermabschnitte senkt sich die Vena cardinalis anterior ein, deren Wandzellen von den durch den Spalt nach aussen gedrungenen freien Mesodermzellen (Abkömmlinge der Angiosklerotomen) stammen. Die abgeplatteten Zellen des zweiten Myotomes werden ventral- (und dorsal-)wärts immer schmäler und biegen am ventralen Myotomrande in einschichtiger Anordnung unter einem fast rechten Winkel in die Cutisplatte der Dorsalsegmente um. Der Herzschlauch ist nahe seiner Krümmungsstelle getroffen. Seine Splanchnopleuraschichte ist durch das Mesocardium mit der dorsalen Wand der Pericardialhöhle verbunden. Zwischen den beiden vorderen Myotomen und dem Neuralrohr lässt sich inmitten von zerstreuten freien Mesodermzellen ein ektodermaler Zellstrang (nicht allenthalben mit wünschenswerther Sicherheit) verfolgen, der sich gegenüber dem vorderen Rande des ersten Myotomes in die Wurzel des Glossopharyngeus-vagus einsenkt. Er ist aus den Resten der Ganglienleiste aufgebaut und bildet die Anlage des Accessorius (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 4).

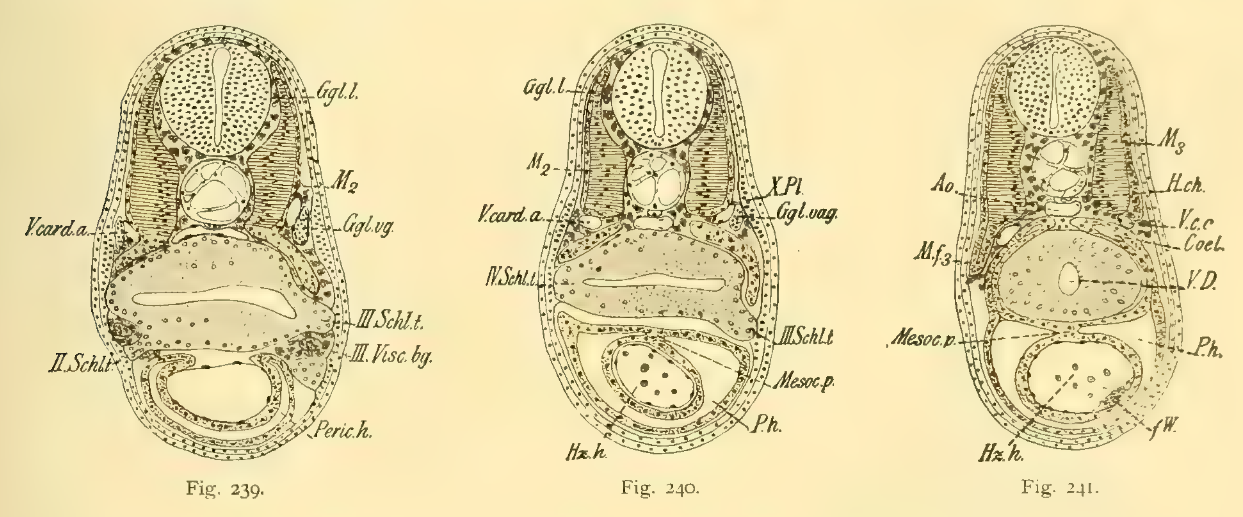


Fig. 239. Fig. 240. Fig. 241.

In seiner caudalen Hälfte weist der Herzschlauch dieselben Beziehungen zur benachbarten Splanchnopleura auf (Schnitt 241). An der ventrolateralen Wand des Herzschlauches hat eine locale (auf etwa 0,06 mm beschränkte) Vermehrung der Zellen des Endocardiums stattgefunden. Aus dem Verbande der abgeplatteten Mesodermzellen lösen sich Tochterzellen los, die sich zwischen diesen Zellen und der basalen Oberfläche der Splanchnopleura ansammeln. Das so entstandene Zellpolster bildet die erste Anlage des sogenannten fibrösen Wulstes, einer atrioventricularen Klappeneinrichtung des Herzens. Seitlich vom Darme sind die beiden Blätter der Seitenplatten noch nicht auseinandergewichen, dorsal von ihm begrenzen sie ein spaltförmiges Cölom. Ihre dorsalen Ränder schieben sich gegen die Medianebene vor. Zwischen den Seitenplatten und den ventralen Myotomkanten verlaufen die Venae cardinales anteriores. Die ventralen Myotomfortsätze der 4. Dorsalsegmente sind schon fast bis in die Mitte des Vorderdarmes herabgewachsen, dessen Lumen von beiden Seiten her eingeengt erscheint. — Das caudale Ende des Herzschlauches verbreitert sich nach den beiden Seiten hin (Schnitt 242) und setzt sich in die beiden

Venenschenkel fort, die an der Oberfläche der epithelialen Wand des ventralen Darmlumens auseinanderweichen. Von der caudalen Seite her greift ein solider Sporn des Gefässwand nach innen vor, der sich im vorhergehenden Schnitte der Serie, das Gefässlumen frei durchziehend, mit dem ventralen Rand verbindet. Dieser Sporn ist wohl noch ein Rest jener medianen Scheidewand, die noch im vorhergehenden Stadium 36 die Bilateralität der ersten Anlage der Venenschenkel kennzeichnete (vergl. Schnitt 223). Auf der linken Seite des Schnittbildes ist die

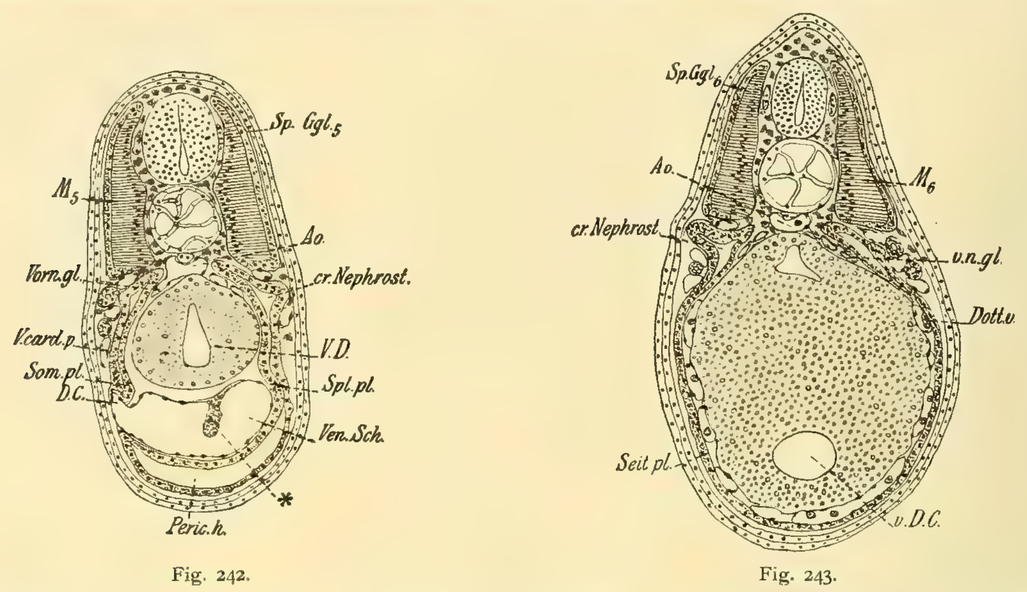


Fig. 242. Fig. 243.

Durchbruchstelle des Ductus Cuvieri zu sehen, die etwas weiter vorn gelegen erscheint, als bei dem etwas jüngeren Embryo, von welchem die abgebildeten Frontalschnitte stammen. Dorsal von der Durchbruchstelle sind die beiden Lamellen der Seitenplatten noch nicht auseinandergewichen. An dieser Stelle sind also Elemente des Angiohämoblastems mit solchen des Angioskleroblastems zusammengestossen und haben sich zur Bildung des Ductus Cuvieri vereinigt. Von den aufgelösten Angiosklerotomen stammen auch die Zellen, welche den Vornierenglomerulus gebildet haben. Letzterer wölbt die ihn bedeckende Splanchnopleura nur ganz wenig vor.

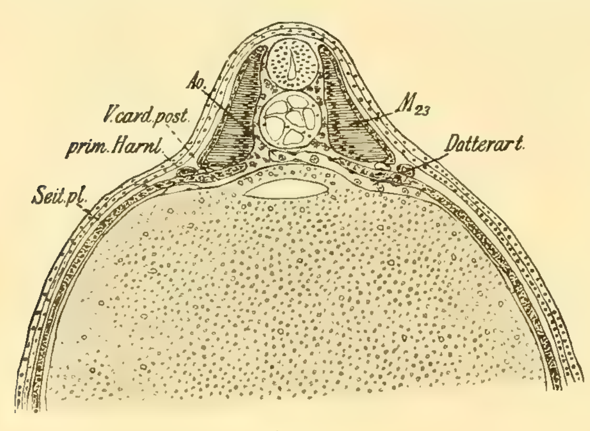


Fig. 244.

Je weiter wir die Serie gegen das caudale Drittel des Embryos verfolgen, desto mehr nimmt dessen dorsoventraler Durchmesser zu. In der Höhe des caudalen Nephrostomas (Schnitt 243) wird das verhältnissmässig enge, biconvex begrenzte ventrale Darmlumen durch das ansehnliche Massiv der Dotterzellen vom dorsalen Darmlumen geschieden, dessen epithelialer Wand sich der langgestreckte Vornierenglomerulus anschmiegt (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 10). Auf der seitlichen und ventralen Oberfläche der Dotterzellenmasse bezw. der Wand des ventralen Darmlumens hat sich das weitmaschige Dottervenennetz gebildet, dessen dorsale Randvene neben dem Vornierenglomerulus dahinzieht und in kurzer Entfernung vom Herzschlauche sich mit dem Ductus Cuvieri vereinigt (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 4). An der Aussenseite der Seitenplatte umspinnt das Netz der Vena cardinalis posterior die Vornierenanlage. Der Umfang des Embryos erreicht etwa an der Grenze zwischen dessen mittlerem und caudalem Drittel sein Maximum. Im

Bereiche jener wanstförmigen Vorwölbung der Dotterzellenmasse wird das sie umspinnende Venennetz immer weitmaschiger und die Gefässdurchschnitte enger. Schliesslich bleibt nur mehr die dorsale Randvene übrig, die zwischen dem 18. und 25. Dorsalsegmente durch einige nicht segmental angeordnete quere Anastomosen mit der Aorta in Verbindung tritt (vergl. Schnitt 244). Mit der Ausbildung dieser Anastomosen wurde die Gefässbahn geschlossen.

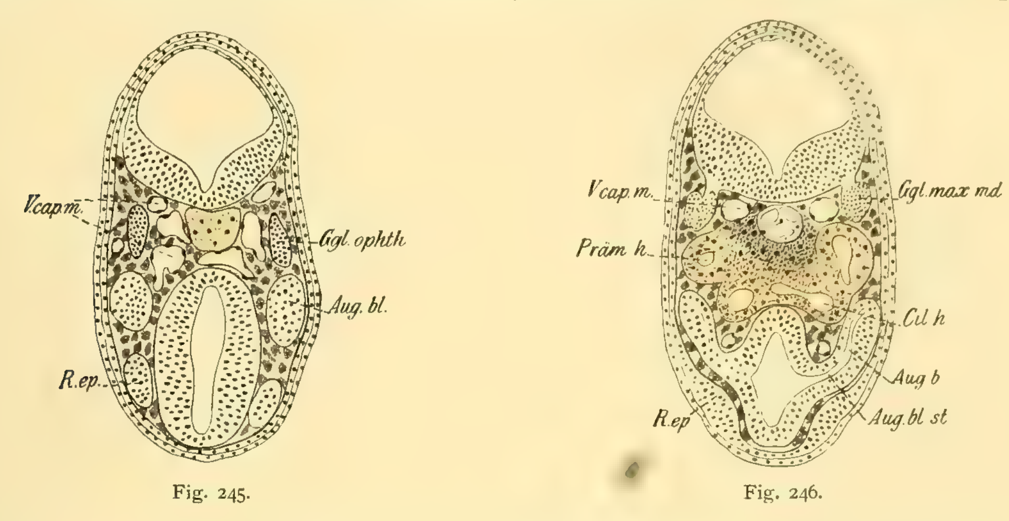


Fig. 245. Fig. 246.

Ich füge noch einige Querschnitte durch den Vorderkörper eines etwas älteren Embryos bei, dessen Gefässe eine abnorm weite Lichtung besassen. So haben im Bereiche der Mittelhirnbeuge (Schnitt 245) freie Mesodermzellen ein weites Lacunensystem gebildet, in welchem die Venae capitis medialis wurzeln. Es ist noch nicht allenthalben gegen die benachbarten intercellulären Räume abgeschlossen. Auch über die Mittelebene hinweg bestehen Anastomosen. — Der Schnitt 246 bietet hinsichtlich der gleichfalls erheblich erweiterten Ciliarhöhlen ein interessantes Verhalten. Diese Hohlräume reichen nämlich ebenfalls bis zur Medianebene vor, so dass es, wenn auch nur ganz vorübergehend, zu einer Communication der beiden ersten Kopfhöhlen kommt — ein Verhalten, welches bei den Selachiern constant auftritt und längere Zeit besteht. — In den folgenden Stadien wird dieses Verbindungsstück der Ciliarhöhlen wieder solid erscheinen. Bei diesem Embryo waren an der medialen Seite der Augenblasenstiele bereits die inneren Carotiden angelegt, die für gewöhnlich erst später auftreten. — Ebenso wie die Cardinalvenen weisen auch die Aorten und der Vornierenglomerulus ein abnorm grosses Lumen auf (Schnitt 247). Besonders auffällig ist aber die Erweiterung des aus einem vorderen Abschnitte der ventromedian vereinigten Randstreifen der Mesodermflügel hervorgegangenen Gefässes. Dieses ist aus den oberflächlichen Elementen des Angiohämoblastems entstanden, dessen centrale Zellen sich in dieser Region zu Blutzellen differenzirt haben. Meistens bleibt dieser Gefässabschnitt — eine veritable Vena subintestinalis — nicht einheitlich, sondern erscheint sich in ein Netzwerk aufgelöst (vergl. Schnitt 243). Im vorliegenden Falle hat sich der Umfang des Angiohämoblastems erhalten, ja wahrscheinlich ist er durch secundäre Ausweitung noch vergrössert worden, so zwar, dass die epitheliale Wand des ventralen Darmlumens wie durch Druck verdünnt erscheint. — In

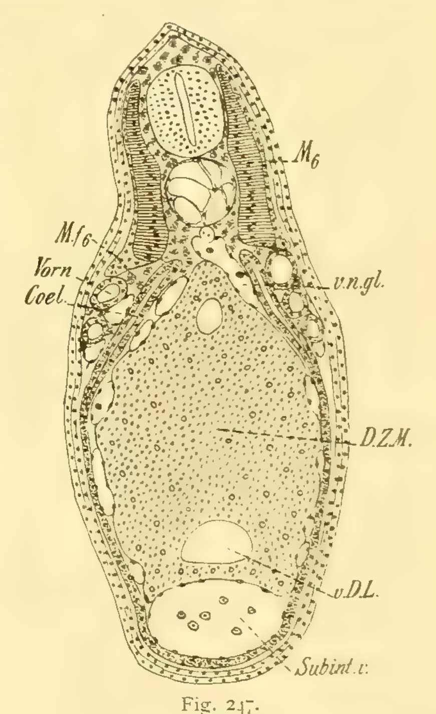


Fig. 247.

cranialer Richtung lässt sich dieser Venenstamm bis zum Herzen verfolgen. In caudaler Richtung wird er immer enger und unterscheidet sich schliesslich nur durch seine mediane Lagerung von den benachbarten Zügen des Venennetzes. Dagegen zeigt sich dorsolateral, in enge Venenbahnen eingeschaltet, eine beträchtliche sinusartige Erweiterung der dorsalen Randvene des Dottergefässnetzes (Schnitt 248). Solchen tief in die plastische Dotterzellenmasse eingebetteten Gefässabschnitten begegnet man nicht selten. Seitliche Ausbuchtungen derselben können sogar die Dotterzellenmasse gewissermaassen unterminiren. Dann kann der Abschnitt auf Schnitten durch eine derartige Erweiterung ganz von Dotterzellen umgeben erscheinen. Es handelt sich hierbei also um circrumscripte, abnorme Gefässerweiterungen.

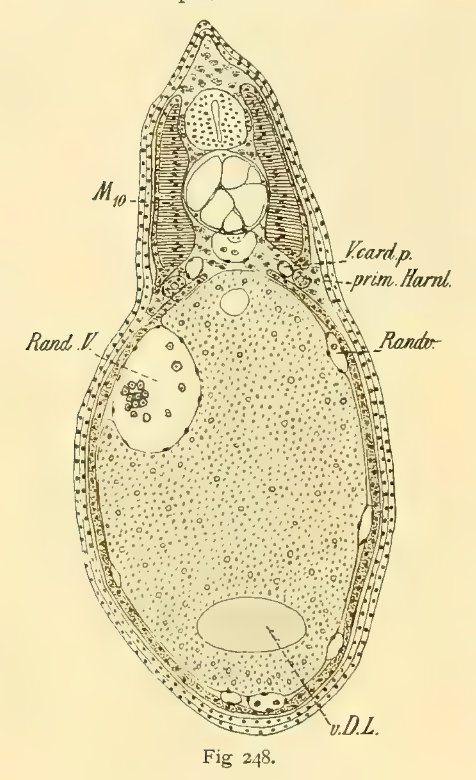


Fig 248.

Von einem etwas älteren Embryo (Stadium $38^1/_2$) wurde das caudale Körperdrittel modellirt und auf Taf. LVII/LVIII, Fig 13 und 14 abgebildet. Die Streckung des Rumpfes war bei diesem Embryo bereits vollzogen, nur der noch kurze Schwanzabschnitt war noch ein wenig ventralwärts eingebogen. An der äusseren Oberfläche des Mesodermmantels (Fig. 13) nehmen wie im Rumpfgebiete, welches bereits im Stadium 33 seine relative Länge erreicht hatte, die vollständige Sonderung der Seitenplatten von den Dorsalsegmenten wahr. Im Schwanzgebiete ist dieselbe erst im Vollzuge. Ein kurzer, noch unsegmentirter Abschnitt bildet den caudalen Abschluss der Mesodermflügel. — An der dorsolateralen Oberfläche der Seitenplatten des Rumpfes verlaufen die primären Harnleiter. Sie werden von den schaufelförmigen, successive vortretenden ventralen Myotomfortsätzen überlagert. An der Ventralseite der Schwanzwurzel münden sie in die Cloake ein, deren hintere Wand vom Ektoderm gebildet wird. An der Ventralseite des Schwanzes haben die Mesodermflügel die Medianebene noch nicht erreicht. — Nach der Entfernung der Mesodermflügel bietet sich das auf Taf. LVII/LVIII, Fig. 14 dargestellte Verhalten dar. Die Dotterzellenmasse liegt nur noch in einem eng umgrenzten Gebiete vollkommen frei, das Dottervenennetz erstreckt sich schon fast über ihre ganze Oberfläche. An dem concav begrenzten Rande des Gefässnetzes treten einzelne blind endigende Gefässanlagen vor — die zuletzt angelegten Abschnitte desselben. Dorsal reicht das Gefässnetz etwas weiter caudalwärts vor und steht daselbst durch mehrere, keineswegs segmental angeordnete Anastomosen mit dem Aortenstamme in Verbindung. Ventromedian sind bis in die Umgebung der Cloake einzelne isolirte Gefässabschnitte vorhanden, die in der Zone des Angiohämoblastems gelegen sind. Letzteres ist in diesem Gebiete erst in Differenzirung begriffen. Auch in der Umgebung der Cloake finden sich noch circumscripte Blut- und Gefässanlagen vor. Auf das Schwanzgebiet hat die Gefässbildung noch nicht übergegriffen. — Es fällt einigermaassen schwer, an der Dorsalseite das Gefässgebiet des Angiohämoblastems von dem des Angiosklerotoms abzugrenzen. Der Umstand, dass ventrolateral noch ein grösserer Abschnitt der Oberfläche der Dotterzellenmasse gefässfrei ist, als dorsolateral, würde darauf hinweisen, dass jene dorsolateralen Gefässanlagen von Abkömmlingen des Angioskleroblastems aufgebaut sind. Ein sicherer Beweis hierfür lässt sich jedoch nicht erbringen, weil zugleich mit den Abkömmlingen der Angiosklerotome auch an der seitlichen Oberfläche der Dotterzellenmasse dorsalwärts vorgedrungene Gefässzellen des Angiohämoblastems sich caudalwärts in Gebiete ausbreiten, wo die Angiosklerotome erst in Anlage begriffen sind. Es ist also immerhin möglich, dass Randabschnitte jener dorsalen zungenförmigen Verlängerung des Gefässnetzes

auch von Elementen des Angiohämoblastems aufgebaut werden. In der Umgebung dieser Randabschnitte des Gefässnetzes sind an der Oberfläche der Dotterzellenmasse zahlreiche freie Mesodermzellen zerstreut, die mit den blinden Enden des Gefässnetzes im Zusammenhange stehen (und treten).

Die terminalen paarigen Ursprungszonen des Mesoderms zeigen dieselbe Anordnung wie im Stadium 34 (Taf. LVII/LVIII, Fig. 12). Sie sind an ihren caudalen Abschnitten am breitesten und verschmälern sich in der Richtung gegen die Cloake. — Diese proximalen Ausläufer sind, wie bereits oben gezeigt wurde, die dorsolateralen Reste jener hufeisenförmigen, in den Urmundrand eingelagerten peristomalen Ursprungszone des Mesoderms, die unmittelbar an dessen axiale Ursprungszonen anschliessen. Sie rücken mit den übrigen Componenten der terminalen Appositionszone (der Schwanzknospe), indem sie nach vorn die ventrale Randzone des Mesoderms apponiren, allmählich caudalwärts zurück. Es zeigt sich also, dass auch im Schwanzgebiete die ventralen Randstreifen der Mesodermflügel von jenen peristomalen Ausläufern der Mesodermursprungszonen gebildet werden — in derselben Weise wie im Rumpfgebiete. In gleicher Ausdehnung wie die Axenorgane ist auch die vom Mesoderm überlagerte neurenterische Verbindung durch Apposition verlängert worden.

Ein medianer Sagittalschnitt durch das caudale Körperende ist in Textfig. 249 dargestellt. Er unterscheidet sich von dem in Textfig. 198 abgebildeten Sagittalschnitte durch einen Embryo aus dem Stadium 34 vor allem durch die weitere Ausgestaltung des Schwanzabschnittes. Verfolgen wir zunächst die axialen Gebilde in caudaler Richtung, so zeigt sich, dass die Aorta mit blindem Ende aus dem Medianschnitte verschwindet; dann ist die Hypochorda der blasigen Chorda dorsalis unmittelbar angelagert. Sie erscheint von der dorsalen Darmwand bis nahe an die Stelle gesondert, wo sich das Darmlumen in fast rechtem Winkel um die Dotterzellenmasse herumbiegt. In diesem Bereiche zeigen die Elemente der Chorda noch die bekannte geldrollenartige Anordnung — weiter distal sind die Zellen erst in Umordnung begriffen und im Bereiche des Chordablastems noch von ganz unregelmässiger Gestalt. (Kerne in der Abbildung punktirt geringelt.) Am Ende der terminalen Wachsthumszone hängt das Chordablastem mit der soliden Stammzone des Medullarrohres zusammen. Die ventrale Wand der neurenterischen Verbindung wird vom Ektoderm, die dorsale Wand vom Chordablastem und in dessen proximaler Fortsetzung vom Entoderm gebildet. In das proximale Ende dieses Zellstranges tritt eine trichterförmige, centrale Ausladung des Darmlumens ein. An dieser Stelle würde also der Canalis neurentericus beginnen, welcher sich am Ende der Wachsthumszone in die rohrförmige Stammzone des Rückenmarkes bezw. in den Centralcanal fortsetzen würde. Unmittelbar ventral von dieser Ausladung verbindet eine quere Rinne der hinteren, ektodermalen Cloakenwand die Einmündungsstellen der primären Harnleiter mit einander. Die ektodermale Wand der Cloake biegt am caudalen Cloakenrand in das zweischichtige Ektoderm der Körperdecke um. An der ventralen Cloakenwand findet ein unmittelbarer Uebergang des Ektoderms in das Entoderm statt. Am verdickten zellreichen peristomalen Mesoderm (Angiohämoblastem) sind isolirte Blutbildungsherde nachweisbar. Zwischen

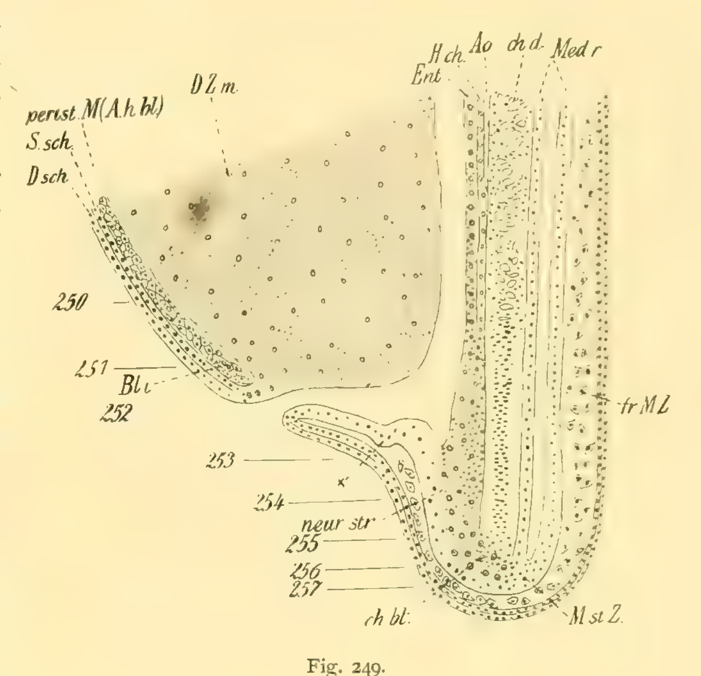


Fig. 249.

den Axengebilden des Schwanzes und dem Ektoderm haben sich ventral und dorsal freie Mesodermzellen vorgeschoben.

Im Schnittbilde 249 sind die Ebenen einiger Querschnitte vermerkt, von denen der erste (250) durch das 30. Myotom gelegt ist. Die Dotterzellenmasse nimmt in dieser Region sehr rasch an Umfang ab. Sie ist von den ganz abgeplatteten, scheinbar in einfacher Lage angeordneten Zellen der Seitenplatten umgeben, in welche ventral das zellreiche, vom peristomalen Mesoderm gebildete Angiohämoblastem eingeschaltet ist. In diesem sind ganz isolirte Blutinseln zu bemerken. Da und dort treten zwischen den centralen Elementen der noch indifferenten Zellanhäufung und den peripheren, sich allmählich abplattenden Zellen kleine Spalten auf, die allmählich grösser werden, während die centralen Zellballen in einzelne Blutzellen zerfallen (*Bl. z.*). Die peripheren Elemente bilden dann die primitive Gefässwand. — Von den Dorsalsegmenten haben sich die Seitenplatten bereits abgelöst. Ihre dorsalen Kanten liegen den unmittelbar an der Abschnürungsstelle gelegenen Angiosklerotomen dicht an. Letztere sind in dieser Region noch nicht in Auflockerung begriffen. Die freien Mesodermzellen, welche sich an die Seite der Hypochorda vorgeschoben haben, stammen von weiter vorn gelegenen Segmenten. Diese freien Mesodermzellen dürften ihrer Lage nach bei der Bildung bezw. der Verlängerung der Aorten Verwendung finden.

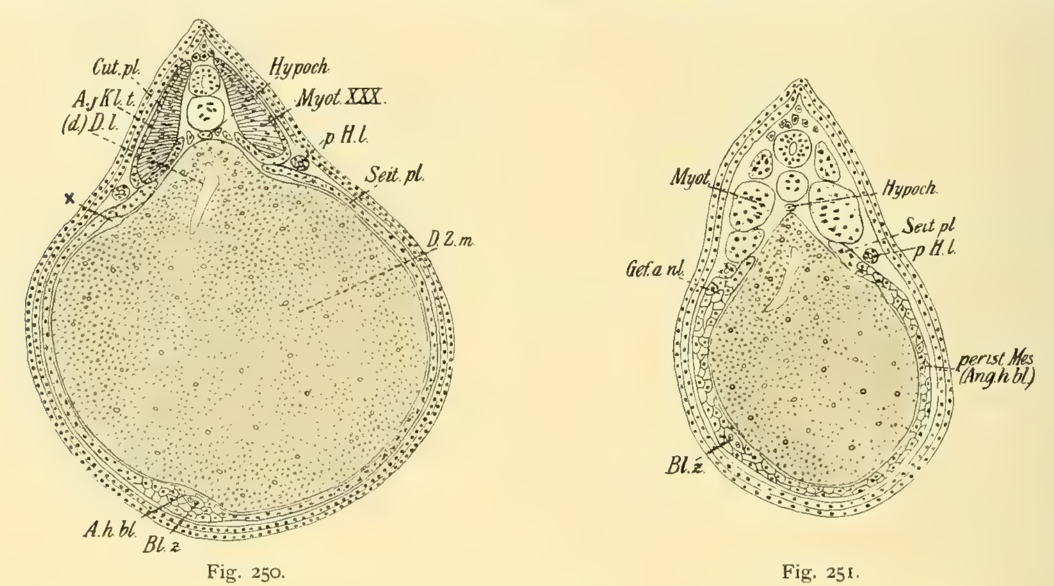


Fig. 250.

Fig. 251.

Auch dorsal vom Medullarrohr haben sich freie Mesodermzellen in caudaler Richtung vorgeschoben. Nahe der Furche zwischen den Dorsalsegmenten und den Seitenplatten verlaufen die primären Harnleiter. Die hinteren Cardinalvenen sind noch nicht so weit angelegt. An der mit einem × bezeichneten Stelle sind die Seitenplatten von der Oberfläche der Dotterzellenmasse etwas abgehoben, an welcher daselbst eine flache Einsenkung vorhanden ist. Die auf diese Weise entstandene Erweiterung der interstitiellen Spalte liess sich durch alle vorhergehenden Schnitte bis in die Region der freien Mesodermzellen bezw. der noch nicht vollkommen abgeschlossenen, zuletzt entstandenen Gefässanlagen verfolgen. Solchen Lacunen und Canälen ohne eigene Wandung begegnet man auf der Oberfläche der Dotterzellenmasse ziemlich häufig. Es ist wohl anzunehmen, dass vor allem die ansaugende Kraft der Herzbewegung die interstitielle Flüssigkeit in solchen Bahnen in Strömung erhält — die vis a tergo dürfte sich in so grosser Entfernung von den ebenfalls erst im Ausbau begriffenen Aorten wohl nur in ganz beschränkter Weise geltend machen.

Der Schnitt 251 geht durch den caudalsten Abschnitt der Dotterzellenmasse, durch jenen Riegel, um welchen sich das Darmlumen ventralwärts umbiegt (vergl. Schnitt 249). Er trifft die in dieser Region nahezu transversal

eingestellten, zu beiden Seiten der ektodermalen Cloakenwand verlaufenden ventralen Randstreifen der Mesodermflügel der Länge nach (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 14). Auch an diesem Abschnitte des Angiohämoblastems kommen ventrolateral noch Blutzellen zur Entwickelung. Dorsolateral werden nur mehr Gefässanlagen gebildet. Die von den Dorsalsegmenten gesonderten Seitenplattenabschnitte (punktirt angegeben) werden ganz schmal und liegen unter den primären Harnleitern. Zur Seite der Chorda und Hypochorda finden sich keine freien Mesodermzellen mehr vor, wohl aber in der Anlage des dorsalen Flossensaumes.

Die Cloake wird von Schnitten, die senkrecht auf die Chorda gelegt sind, fast längs getroffen. Ist die Schnittebene noch dazu etwas nach der Seite geneigt, dann kann, wie im Schnitte 252, auf der einen Seite die Dotterzellenmasse bezw. ihr oberflächliches Entodermfeld und das anschliessende Randentoderm (vergl. auch Schnitt 249), auf der anderen Seite die ektodermale hintere Wand der Cloake angeschnitten sein. Auf der einen Seite ist dann der peristomal entstandene Randstreifen der Mesodermflügel mit seinen Gefässanlagen, auf der anderen Seite die Einmündungsstelle des primären Harnleiters getroffen. In dieser Region entstehen nur leere Gefässanlagen. Die centralen Lücken confluiren mit einander, die peripheren Zellen platten sich ab, und so entsteht das die Cloake umgebende Ringgefäss (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 15). Auch die Seitenplatten sondern sich erst etwas später von den Dorsalsegmenten, die in Folge der ganz geringgradigen Einkrümmung des Schwanzes etwas schief getroffen sind.

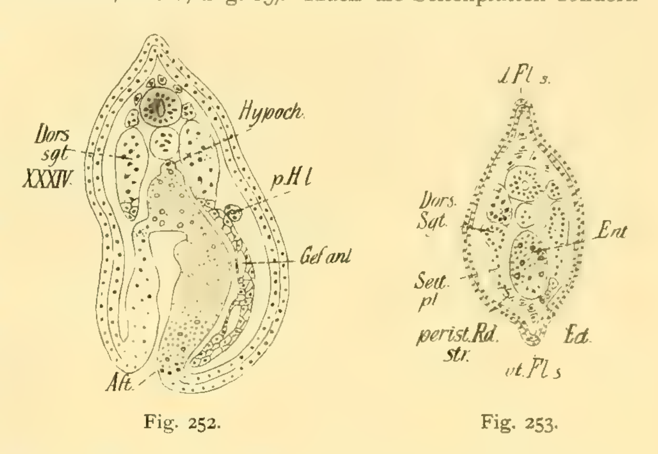


Fig. 252. Fig. 253.

Ein Schnitt durch die Schwanzwurzel ist in Textfig. 253 dargestellt. Die Axengebilde sind deutlich von einander gesondert: in der Mitte der Chorda dorsalis, dorsal das Medullarrohr, zu beiden Seiten die axialen Mesodermflügel und — last not least — die in späteren Stadien der Rückbildung verfallende neurenterische Verbindung. Die ventrale, von ektodermalen Elementen gebildete Wand der letzteren bildet mit den entodermalen Zellen einen scheinbar vollkommen einheitlichen Complex, über dessen Genese bereits oben (p. 812 ff.) berichtet wurde. Ich betone ausdrücklich, dass die ektodermalen und entodermalen Elemente dieses Zellstranges vollkommen gleichartig gebaut sind. Es sind mittelgrosse, mit Dotterplättchen beladene Zellen, die keine epitheliale Anordnung aufweisen und dicht an einander gedrängt sind. In diesem Entwickelungsstadium haben auch die ektodermalen Zellen der Körperdecke, sowie der hinteren Cloakenwand ihren Dotterinhalt noch lange nicht verarbeitet, so dass in dieser Hinsicht noch keine Unterscheidungsmerkmale von den entodermalen Zellen gegeben sind, die bekanntlich die Dotterzellen sehr spät assimiliren. Es ist also an den Präparaten kein Kriterium zur Entscheidung der Frage gegeben, welche Keimblätter das bisher allgemein als Schwanzdarm bezeichnete Gebilde aufbauen. Es lässt sich also eine scharfe Grenze zwischen dem Ektoderm und Entoderm nicht ziehen — dies vor allem auch deshalb, weil ein Canalis neurentericus bei *Ceratodus* nicht angelegt wird. Die oben von mir vertretene Auffassung stützt sich vor allem auf die Befunde, die sich in früheren Stadien beim ersten Auftreten der Schwanzanlage an der vorliegenden Stelle ergaben. — Ventrolateral ist der neurenterische Strang von den ventralen Randstreifen der Mesodermflügel flankirt, die von jenen proximalen Ausläufern der Mesodermursprungszonen auch nach vorn apponirt werden, also peristomal entstanden sind. Diese ventralen Abschnitte beginnen sich bereits in freie Mesodermzellen aufzulösen, die sich später zur Bildung der Vena subintestinalis des Schwanzes und der seitlichen Anastomosen mit der Aorta (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 17) vereinigen. Die Seitenplattenabschnitte der axialen Mesodermflügel sind von diesen Randstreifen — ebenso wie es im Rumpfgebiete anfänglich

der Fall war — nicht abgrenzbar. Sie hängen mit den Dorsalsegmenten zusammen, welche jene ursprüngliche epitheliale Anordnung zeigen, die in frühen Entwickelungsstadien (22, 23) die vordersten Segmente aufwiesen. Von Angiosklerotomen noch keine Spur. Die freien Mesodermzellen an der Dorsalseite des Medullarrohres haben sich von der cranialen Seite her allmählich vorgeschoben. — Im Schnitt 254 fehlen sie. Der Schnitt zeigt die reguläre Anordnung der Gebilde des Schwanzes. Die ventralen Randzonen der Mesodermflügel haben sich noch nicht in freie Mesodermzellen aufgelöst.

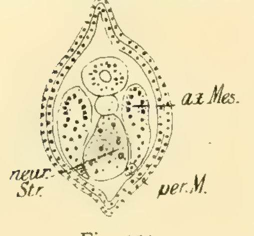


Fig. 254.

Die drei folgenden Schnitte sind durch die apponirende terminale Wachsthumszone gelegt. Zufolge der auf Taf. LVII/LVIII, Fig. 14 (und 12) dargestellten Anordnung der Ursprungszone des Mesoderms wird auf Querschnitten zuerst der peristomale Mesodermkeim getroffen, welcher nach vorn zu die ventralen Randstreifen apponirt (Schnitt 255). Die Stammzone des Entoderms erscheint von der Chorda und den axialen Mesodermflügeln durch spitzwinklig begrenzte Spalten gesondert. Zwischen den peristomalen Mesodermkeimen ist ventral das Ektoderm eingeschaltet. Würde ein Canalis neurentericus oder gar eine caudale Urmundspalte bestehen, dann wären diese Verhältnisse viel evidenter. — An die peristomalen Mesodermkeime schliessen sich unmittelbar die axialen Mesodermursprungszonen an, die im Schnitte 256 getroffen sind. Diese hängen mit dem Chordablastem zusammen, welches dorsal von der soliden Stammzone des Medullarrohres vollkommen getrennt ist. Zwischen dem Chordablastem und jenem ventromedianen ektodermalen Zellstreifen würde beim Bestehen eines Canalis neurentericus das Lumen hindurchziehen. Vom Entoderm (s. st.) ist in dieser Region nichts mehr zu sehen. Seine caudalsten Elemente waren zwischen den axialen Mesodermursprungszonen und dem Ektodermstreifen gelegen. Der letzte Schnitt 257 kappt gewissermaassen die terminale Wachsthumszone und soll die Beziehungen der soliden Stammzone des Medullarrohres

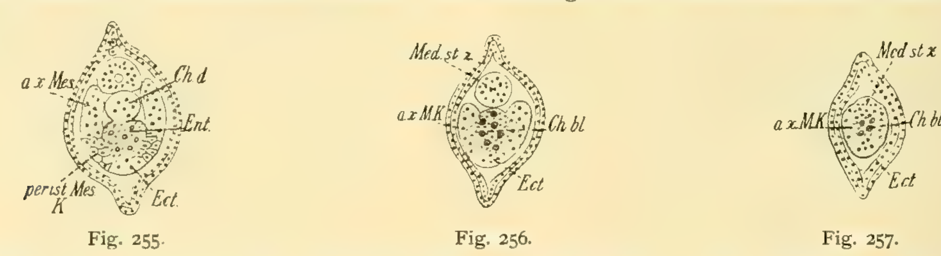


Fig. 255. Fig. 256. Fig. 257.

zum Chordablastem und den axialen Mesodermkeimen veranschaulichen. Die Stammzone des Medullarrohres geht am caudalen Rande der terminalen Wachsthumszone in den ventralen Ektodermstreifen, das Innenblatt der verlängerten Prostomanaht, über (vergl. Schnitt 249). Der Schnitt trifft das Centrum der terminalen Appositionszone, die den Keim für sämmtliche Axengebilde des Schwanzes repräsentirt.

Die Appositionsthätigkeit dieser terminalen Wachsthumszone der Schwanzknospe dauert bis zur Beendigung der relativen Längenentwickelung des Schwanzes ununterbrochen an. Die Gestaltung der terminalen Wachsthumszone bleibt, wie die Figg. 15—17 auf Taf. LVII/LVIII erkennen lassen, unverändert beibehalten. Vorausgreifend soll in Kürze über die weitere Differenzirung des Schwanzes bemerkt werden, dass mit der Verlängerung des axialen Mesoderms auch dessen Verbreiterung weitere Fortschritte macht. Die peristomal entstandenen, ventralen Randzonen vereinigen sich ventromedian und lösen sich vollkommen in freien Mesodermzellen auf, die von den gleichfalls medialwärts vorwachsenden Seitenplatten überlagert werden. Von diesen Zellen wird die Vena subintestinalis des Schwanzes gebildet. Allmählich rücken auch die axialen freien Mesodermzellen, die Abkömmlinge vorderer Angiosklerotome, distalwärts vor und treffen an der seitlichen Oberfläche der neurenterischen Verbindung mit den sich dorsalwärts ausbreitenden, von den vereinigten Randstreifen stammenden freien Mesodermzellen zusammen. Durch die successive auftretenden und sich auflösenden Angiosklerotome

erhalten die axialen freien Mesodermzellen steten Zuschuss. Die an der Oberfläche der neurenterischen Verbindung sich ausbreitenden freien Mesodermzellen bilden nun zunächst die dorsale Aorta, die seitlichen Anastomosen mit der Vena subintestinalis des Schwanzes. Die seitlichen Anastomosen obliteriren in demselben Tempo, in welchem distal neue Querverbindungen entstehen. Stets bleiben die blinden Enden der Längsstämme in einiger Entferung von der terminalen Wachsthumszone. — Der neurenterische Strang verfällt annähernd in dem Maasse, als er von der Schwanzknospe durch Apposition verlängert wird, proximal der Rückbildung. Die Seitenplattenabschnitte lösen sich auch in freie Mesodermzellen auf (parietales Bindegewebe). — Die Myotome verlängern sich ebenso wie im Rumpfgebiete ventral- und dorsalwärts in der bekannten Winkelstellung. Auch die Myosepten stellen sich schief zur Körperaxe ein — alles Erscheinungen, die zur Vergrösserung der Ursprungs- bezw. Insertionsfläche der Muskelbänder dienen und bei den Seitwärtsbewegungen des Thieres eine grössere Kraftentfaltung ermöglichen.

Wir sind nun so weit, dass wir die Vorgänge, die sich bei der Längenentwickelung des Embryos abspielen, einigermaassen überblicken können. Hierbei wollen wir zunächst die Richtung, in der sich die relative Längenentwickelung vollzieht, in Betracht ziehen. Es hat sich gezeigt, dass die Längenentwickelung des Keimes schon in der Gastrulationsphase einsetzt und anfangs vorwiegend durch Intussusception nach vorn wie nach rückwärts erfolgt. Beim Auftreten jener intermediären Zone (vergl. Textfig. 3) vollzieht sich nun eine Trennung des anfänglich einheitlichen axialen Keimbezirkes in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt. Der vordere Abschnitt verlängert sich durch intussusceptionelles Wachsthum nach vorn, gegen den animalen Pol hin. Diese Längenentwickelung dauert zum mindesten bis zum Auftreten der inneren Mundbucht in den beiden Schichten der Gastrulawand gleichmässig an, dann überwiegt die Längenentwickelung des dominirenden Hirnrohres. Gleichzeitig wird die Dorsalseite des Keimes durch ein reges appositionelles Wachsthum des hinteren Theiles des axialen Keimbezirkes, der den Rand der Urmundlippe bildet, in caudaler Richtung verlängert. Diesen Abschnitt der Urmundlippe treffen wir bis zur Beendigung der relativen Längenentwickelung des Körpers in steter Thätigkeit und im Wesentlichen in derselben Gestaltung an; er präsentirt den Keim für sämmtliche Axengebilde des Rumpfes und des Schwanzes. Das zuerst apponirte Material wird zwischen die beiden Abschnitte der Wachsthumszone angelegt und sondert dieselben von einander (intermediäre Zone). Es liegt an der Stelle, wo in späteren Entwickelungsstadien die Medullarwülste zuerst mit einander verschmelzen, die axialen Mesodermflügel und die Chorda dorsalis zuerst selbständig werden, wo die Segmentirung des Körpers einsetzt, — kurz in jener Region, die in ihrer Entwickelung auch später der Umgebung etwas voran ist — in der Cervicalregion, an der Grenze des segmentirten und unsegmentirten Körperabschnittes. Es ist also anzunehmen, dass der vor dem ersten Branchialbogen gelegene, bis zum Hörbläschen reichende Kopfabschnitt durch das intussusceptionelle Längenwachsthum der — beim *Amphioxus* noch ganz ansehnlichen und stationär bleibenden — Kopfanlage entstanden ist, in deren Bereiche das vordere Ende des axialen Mesoderms auch beim *Amphioxus* auffallend lange mit dem Entoderm in Verbindung bleibt. Die Axengebilde des gesammten übrigen Körpers werden von dem terminalen, axialen Keimbezirk gebildet, der in dem Maasse, wie er dieselben nach vorn apponirt, in caudaler Richtung zurückweicht. Insofern bestehen im Wesentlichen ähnliche Verhältnisse wie beim *Amphioxus*, bei dessen Längenentwickelung aber die epithelialen seitlichen und ventralen Abschnitte der Gastrulawand mit der apponirenden dorsalen Urmundlippe stets gleichen Schritt halten. Am Anfang überwiegt sogar beim *Amphioxus* die Längenentwickelung der ventralen Wand, wodurch der Urmund dorsal-excentrisch eingeengt wird. Die so gewonnene, querovale Form behält der Urmund während der weiteren Entwickelung bei. Die Längenentwickelung des *Amphioxus* vollzieht sich dorsal durch appositionelles, seitlich und ventral vorwiegend durch intussusceptionelles Wachsthum der Gastrulawand. Möglicher Weise kann auch ventral und seitlich die

Proliferation des Urmundrandes ein wenig überwiegen, so dass in diesem Bereiche ein Uebergang zu dem rein appositionellen Wachsthum der dorsalen Lippe gegeben ist. Dieser Unterschied zwischen Ventral und Dorsal ist darin begründet, dass die ventrale Gastrulawand beim *Amphioxus* gewissermaassen ein fertiges Gebilde ist, sich anfänglich nicht weiter entfaltet, während die dorsale Lippe den Keim für sämmtliche Axengebilde darstellt. Im Bereiche dieses axialen Keimbezirkes, welcher bei *Ceratodus* während der Längenentwickelung des Rumpfes eine Ausdehnung von ca. 3 Segmentbreiten aufweist, durchläuft das stetig proliferirende terminale Zellmaterial die ersten Phasen der Differenzirung und kommt, in vier Complexe gesondert, nach vorn zur Apposition. Das ektodermale äussere Faltenblatt der dorsalen Urmundlippe liefert die nach beiden Seiten sich verbreitende Medullarplatte, — bezw. in späteren Entwickelungsstadien das fertige Medullarrohr, das innere Faltenblatt, die dorsale Urdarmwand, bildet dorsomedian die Chorda aus, zu deren Seiten apponiren die paarigen, axialen Mesodermkeime nach vorn und seitlich die Mesodermflügel. Noch im Bereiche dieser Wachsthumszone schiebt sich das seitliche Entoderm unter den axialen Mesodermkeimen und der Chorda medialwärts vor und apponirt so das dorsal geschlossene Entoderm nach vorn hin. Das axiale Mesoderm wird an der vorderen und hinteren Wachsthumszone ebenso durch Apposition erzeugt, wie das peristomale Mesoderm am seitlichen und ventralen Urmundrande. Das weitere Flächenwachsthum erfolgt auf intussusceptionellem Wege.

Diese verhältnissmässig einfachen Vorgänge der Längenentwickelung werden nun bei etwas dotterreicheren Holoblastiern durch die Abfurchung und Ansammlung der Dotterzellenmasse in ihrem Ablaufe nicht unerheblich beeinflusst. Schon der Urmund wird durch diese Zellmasse etwas ausgedehnt, die Invagination der mittleren Abschnitte des Entodermfeldes behindert. Die Längen- bezw. Flächenentwickelung der Gastrulawand vollzieht sich bis zur Einengung des Urmundes am vegetativen Pole annähernd gleichmässig, wobei allerdings zu bemerken ist, dass ventral und seitlich die Flächenentwickelung sich auf die ganze Oberfläche des Ektoderms vertheilt, während das Entoderm zum grossen Theile durch seine innige Verbindung mit der Dotterzellenmasse immobilisirt erscheint und nur mit einer schmalen Randzone dem Ektoderm folgen kann. (Dies tritt besonders deutlich an der ventralen Urmundlippe der Anuren und gewisser Ganoiden [*Accipenser*, *Amia*, *Lepidosteus*] zu Tage. Dabei ist die ventrale Urmundlippe mehr behindert als die seitlichen, an die frei vorwachsende dorsale Lippe angrenzenden Abschnitte, woraus die Einengung des Urmundes zu einem sagittalen Spalte resultirt. Dadurch wird der Krümmungsradius der dorsalen Urmundlippe erheblich verkleinert. Diese bei relativ geringer Behinderung der Längen- und Flächenentwickelung der Gastrula erfolgende Einengung des im medianen Meridian des Eies eingestellten Urmundes charakterisirt die erste Phase der Längenentwickelung des Keimes. Schon diese vollzieht sich nicht in annähernd gerader Richtung wie beim *Amphioxus*, sondern an der Oberfläche des linsenförmig sich gestaltenden Eies, in geringer Krümmung.

In der zweiten Phase der Längenentwickelung macht sich der behindernde Einfluss der Dotterzellenmasse viel auffälliger bemerkbar. Die ventralen und seitlichen Wandabschnitte der Gastrula, die beim *Amphioxus* in ihrem intussusceptionellen Wachsthum mit der dorsalen Lippe gleichen Schritt halten, bleiben immer mehr in ihrer Entfaltung zurück, die Längenentwickelung erscheint auf diese Weise einseitig behindert, was zu einer Einkrümmung des Embryo führt. In dieser Phase wirkt der Widerstand der Dotterzellenmasse, durch die seitlichen Urmundlippen übertragen, auch noch auf die dorsale Urmundlippe zurück, die dabei eine ganz charakteristische Gestaltveränderung erleidet. Es ist einleuchtend, dass diese Lippe in dem Maasse, als sie nach vorn die Axengebilde apponirt, gegen die Dotterzellenmasse zurückweicht, wodurch die Ventralseite absolut verkürzt wird. Dieser Vorgang hält sich jedoch in eng gezogenen Grenzen. In Folge der beschränkten Nachgiebigkeit der Dotterzellenmasse kommt es zu einer Anstauung des apponirenden Zellmateriales des axialen Keimbezirkes, der dorsalen Urmundlippe. Da ein tangentiales Ausweichen vorläufig durch die indirecte Verbindung mit der Dotterzellenmasse verhindert wird, so erscheint die dorsale Lippe gewissermaassen im medianen

Meridian des Eies festgebannt und versucht also zunächst gegen die Dotterzellenmasse vorzudringen. Ein Ausweg, der sich hier in dieser Richtung bietet, ist das Uebergreifen des sich anstauenden, apponirenden Zellmateriales auf die benachbarten dorsolateralen Urmundabschnitte, woraus eine partielle Bifurcation der dorsalen Urmundlippe resultirt (vergl. Schema Textfig. 12). Es ist dies insofern eine Stauungserscheinung. — Ein zweiter Ausweg ist die Umwandlung der terminalen Wachsthumszone in ein punctum fixum, die Auskrümmung der apponirten Gebilde im caudalen Körperdrittel. Dies ist insbesondere im Stadium 29/30 der Fall. Dauern diese Zustände sehr lange an, dann kann — so wie bei *Triton* — die im Längenwachsthum behinderte Ventralseite relativ und absolut so verkürzt werden, dass sich schliesslich die Schwanzknospe an der Seite des Vorderkopfes vorbeischiebt. Bei *Ceratodus* ermöglicht die etwas frühzeitiger einsetzende Streckung des Körpers schon bei Embryonen aus dem Stadium 30 die allmähliche Lösung dieses Zustandes. Damit leitet sich die dritte Phase der Längenentwickelung ein. Durch die sich contrahirenden — oder wenigstens in einem gewissen Tonus verharrenden — Myotome wird die Dorsalseite gestreckt, und der dorsalen Urmundlippe, bezw. der terminalen Appositionszone ist damit Gelegenheit gegeben, in tangentialer Richtung zurückzuweichen, sich von der Dotterzellenmasse vollständig frei zu machen. Die Ventralseite hält auch in dieser Phase noch lange nicht gleichen Schritt mit der Dorsalseite, und so kommt es zur Ausbildung jener ektodermalen Falte, die indess, wie oben erörtert, nicht die einzige Möglichkeit des Ausgleiches der Wachsthumsdifferenz zwischen Ventral und Dorsal darstellt. Die Ventralseite bleibt sehr lange im Wachsthum zurück, sie hinkt gewissermaassen nach — auch noch zu einer Zeit, in der dorsal die Rumpflänge relativ bereits erreicht ist. Ganz allmählich streckt sich die Dotterzellenmasse, das Ektoderm und Mesoderm gewinnen durch intussusceptionelles Wachsthum eine grössere Flächenausdehnung, bis endlich im Stadium 38 die Ventralseite des Rumpfes der Dorsalseite an Ausdehnung gleichkommt.

Inzwischen ist die Dorsalseite schon längst in die vierte Phase der Längenentwickelung eingetreten, in die Bildung des Schwanzes. Für dieses Gebilde ist es charakteristisch, dass es — auch bei Formen mit vollkommen unbehinderter Längenentwickelung der Ventralseite (z. B. *Amphioxus*) — lediglich durch die Appositionsthätigkeit des dorsalen, axialen Keimbezirkes zu Stande kommt, dass die ursprünglich ventrale Urmundlippe und die Ventralseite überhaupt an seinem Aufbau nicht betheiligt sind. Auch hierbei bestehen verschiedene Möglichkeiten eines Ausgleiches zwischen der immer grösser werdenden Wachsthumsdifferenz der dorsalen terminalen Appositionszone und der relativ stationär bleibenden Ventralseite, von denen der bei *Ceratodus* bestehende Modus der Entstehung und Lösung einer neurenterischen Verbindung aller Wahrscheinlichkeit nach den phylogenetischen Vorgängen bei der Anlage des Schwanzes am nächsten kommt. Auf dieselbe Weise entsteht auch der verhältnissmässig sehr kurze Schwanzabschnitt des *Amphioxus*. — So konnten wir also in der That die dorsale Urmundlippe durch alle Entwickelungsstadien hindurch — bis zur Schwanzspitze in ihrer appositionellen Thätigkeit verfolgen. Es ist immer dieselbe Proliferationsstätte, immer dasselbe Wachsthumscentrum, welches durch die ganze Entwickelung den Keim für die axialen Gebilde des Körpers repräsentirt.

Für die morphologische Bedeutung der ventralen und seitlichen Abschnitte des Urmundrandes ist es nun ganz charakteristisch, dass diese ihre specifische organbildende Thätigkeit, die vor allem in der Ausbildung eines Theiles des peristomalen Mesoderms (Angiohämoblastems) besteht, bereits zu einer Zeit beendigt haben, in der noch nicht einmal die Rumpflänge relativ erreicht ist. Eine distale Rumpfzone, von etwa 6 Segmentbreiten, wird zu einer Zeit gebildet, in der sich das peristomale Mesoderm vom seitlichen und ventralen Rande des Urmundes losgelöst hat, der nun zum After- (bezw. Cloaken-)Rand geworden ist. Dieser Vorgang fällt noch in die dritte Phase der Längenentwickelung, in die Zeit des einseitig behinderten Längenwachsthums, der Ausbildung jener ektodermalen Falte, welche später die hintere Cloakenwand bildet.

Die oben dargelegte, auf Grund morphologischer Untersuchungen und Erwägungen gewonnene Auffassung über die Betheiligung der einzelnen — speciell der ventralen und ventrolateralen — Abschnitte des Urmundes am Aufbau des Embryo findet nun in den Ergebnissen experimenteller Untersuchungen eine sehr erwünschte Bestätigung. Hierbei kommen vor allem die Befunde nach mittelstarken und starken frontalen Einschnürungen von *Triton*-Keimen in Betracht, die SPEMANN „so überaus häufig zu Gesichte gekommen sind, dass ich sie für typisch halten möchte" (1902, p. 462). Eine solche Entwickelungsreihe (1901, 92) hat SPEMANN in 15 Skizzen festgehalten und ausführlich beschrieben (p. 455 ff.). Ich will in kurzen Zügen das ungemein charakteristische Verhalten solcher Fälle nach SPEMANN's Schilderung andeuten: 21 Stunden nach der Einschnürung längs der ersten frontalen Theilungsebene beginnt die Gastrulation, an der Dorsalhälfte vertieft sich die pigmentirte Urmundeinstülpung. An der Ventralhälfte grenzt sich das Dotterfeld durch die Erhebung über das Niveau der Umgebung ab — namentlich zu beiden Seiten, während es in der Medianebene weniger scharf abgegrenzt ist. (Es ist dies wohl eine Folge der durch die Einschnürung verursachten Anstauung der Dotterzellenmasse, bezw. ihres oberflächlichen Entodermfeldes, dessen Invagination dadurch noch erheblicher behindert wird als unter normalen Umständen. Das bei gleichbleibendem Schnürungsdruck zu beobachtende active Vortreten des Dotterpfropfes ist ein weiterer Beweis für die Proliferation und active Bewegungsfähigkeit dieses Entodermfeldes, welches nun statt nach innen an der äusseren Oberfläche vortritt. Wir dürfen nicht ausser Acht lassen, dass dem ventral von der Ligatur gelegenen Abschnitte des vortretenden Entodermfeldes jenes Zellterritorium der Blastula des *Amphioxus* entspricht, welches annähernd die ventrale Hälfte der Urdarmwand dieser Form liefert.) — Im Verlaufe der nächsten 6 Stunden nähert sich die dorsale Urmundlippe von oben her der Ligatur, während sich der Dotterpfropf immer deutlicher seitlich und ventralwärts abgrenzt. Nach einer halben Stunde ist die obere Urmundlippe etwas weiter nach unten (gegen die Ligatur) gerückt, die ventrale Begrenzung des Pfropfes (ventrale Urmundlippe) etwas schärfer geworden, die seitlichen Abschnitte des Urmundes — etwa das mittlere, laterale und das ventrolaterale Drittel der ganzen seitlichen Hälfte desselben — sind nun äusserst tief und scharf begrenzt. Nach 3 Stunden ist die Urmundlippe U-förmig geworden, aber ihre Schenkel — das dorsolaterale Drittel des ganzen Randes — haben die in ihrer Fortsetzung gelegenen seitlichen Abschnitte des Urmundes unter der Ligatur noch nicht erreicht. — Erst 17 Stunden nach Beginn der Gastrulation ist der Urmund kreisförmig geworden und liegt dann zu einem Drittel auf der Dorsalseite der eng geschnürten Ligatur. Die Verkleinerung und das Verschwinden des Dotterpfropfes macht nun äusserst langsam Fortschritte. 8 Stunden später hat sein Durchmesser um ein Drittel abgenommen, nach weiteren 5 Stunden hingen die beiden Stücke bloss durch einen dünnen Stiel zusammen, der zum grössten Theil aus dem noch nicht verschwundenen Dotterpfropfe bestand. Der Urmund war also gewissermaassen in einen kleinen dorsalen und einen grösseren ventralen Abschnitt entzwei getheilt. Die seitlichen Urmundränder waren etwas dorsal von ihrer Mitte durchschnürt worden und hatten sich auf den beiden durch den Dotterpfropf zusammenhängenden Keimhälften ringförmig geschlossen. An der dorsalen Hälfte war die Medullarplatte angelegt und von schwachen Wülsten umgeben. Nach 12 Stunden hatten sich die beiden Hälften von einander getrennt. Die dorsale Hälfte hatte sich zu einem kleinen Embryo entwickelt, mit wohlausgebildeten, völlig geschlossenen Medullarwülsten, die ventrale Hälfte dagegen war rundlich, innen ausgehöhlt; von Medullarwülsten war nichts an ihr zu sehen. Auf einem Längsschnitte lassen sich deutlich drei verschiedene Complexe von Zellen unterscheiden. Zu äusserst liegt eine zusammenhängende Haut. Eingeschlossen von dieser Haut finden sich grosse Dotterzellen, die alle nach dem zugespitzten, abgerissenen Pol hin zusammengedrängt sind. Zwischen diesen Dotterzellen und der äusseren Haut liegt eine dritte, nach innen und aussen scharf abgegrenzte Schichte, die aber nicht ganz zusammenhängend ist. — Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass diese drei Zellcomplexe als Ektoderm, Entoderm (Dotterzellenmasse) und Mesoderm aufzufassen sind.

Bei sehr starken Einschnürungen längs der ersten Theilungsfurche kann es dazu kommen, dass schon im Blastulastadium durch den Druck der Ligatur, die in frontaler Ebene durch den animalen Pol und die Mitte der Seitenränder des virtuellen Blastoporus geht, die ektodermale Blastomerenschichte derart verdrängt und eingeengt wird, dass nur die Dotterzellenmasse bezw. ihr oberflächliches Entodermfeld die beiden Hälften zusammenhält. (Wir haben es gar nicht nöthig, anzunehmen, dass, wie SPEMANN meint, durch die Einschnürung in der ersten Furche die beiden Blastomeren so weit getrennt werden, dass sie nur durch das vegetative Material zusammenhängen und sich getrennt furchen. Dies kommt wohl nur bei ganz hochgradigen Einschnürungen vor.) Auch in solchen Fällen (vergl. p. 455 ff.) gastruliren beide Hälften vollkommen selbständig. Die beiden Urmundabschnitte schliessen sich ringförmig und sind einander zugekehrt. Es entstehen zwei Gastrulae, die durch einen gemeinsamen Dotterpfropf mit einander verbunden sind, aber ganz verschiedene Entwickelungspotenzen besitzen. In dem einen Falle entwickelte sich die dorsale Hälfte nach 5 Tagen zu einem normal aussehenden Embryo von halber Grösse. — Die ovoide ventrale Hälfte besteht aus drei Complexen verschiedener Zellarten, die nach Lage und Aussehen nichts anderes als Ektoderm, Mesoderm und Entoderm sein können. . . . So viel ist sicher, dass zwar eine Differenzirung der drei Keimblätter stattgefunden hat, dass aber von Medullarplatte, Chorda und Urwirbel nicht die Spur vorhanden ist (p. 489). — Dieselben Resultate ergab frühzeitige frontale Durchschnürung des Keimes bei Beginn der Gastrulation. „Es unterliegt wieder keinem Zweifel, dass (an der ventralen Hälfte) eine Differenzirung in die drei Keimblätter stattgefunden hat, dass aber trotz anscheinend völlig erhaltener Lebensfähigkeit keine Spur von Chorda oder Medullarplatte sich entwickelt hat“ (p. 500).

Es sollen noch die wenigen, vereinzelten Fälle Erwähnung finden, in denen bei frontaler Schnürung auch die ventrale Hälfte einen Keim mit Medullarplatte, Chorda und Ursegmenten lieferte, der sich zu einem meist einseitig defecten Embryo entwickelte. So in dem einen Falle (1901, 68), wo im Zweizellenstadium nicht genau längs der ersten Furche, sondern im spitzen Winkel zu ihr geschnürt wurde. Nach 25 Stunden war auf beiden Hälften die Urmundanlage sichtbar, worauf durchgeschnürt wurde. 2 Tage später waren an beiden Hälften die Medullarplatten ausgebildet. — In einem anderen der 5 beobachteten Fälle dieser Art wurde ebenfalls die Einschnürung während der ersten Theilung, die Durchschnürung während der Gastrulation vorgenommen. Aus jeder Hälfte entwickelte sich ein Embryo; der dorsale war auf der linken, der ventrale auf der rechten Seite schwächer entwickelt bezw. letzterer defect (vollständiger Mangel der Urwirbel). Diese schwächere Entwickelung der einen Seite kam auch in den anderen Fällen zur Beobachtung — manchmal so ausgesprochen, dass man von einem Hemiembryo lateralis reden möchte“ (p. 505). Bei der Deutung dieser abweichenden Ergebnisse weist SPEMANN darauf hin, dass „durch geringe Variationen in der Lage der ersten Furchungsebene oder durch kleine Verschiedenheiten des Eingriffes die Ebene der Ein- und Durchschnürung eine wesentlich verschiedene prospective Bedeutung erhalten müsste. Die abgetrennte ventrale Keimhälfte würde manchmal das hintere Ende des virtuellen Embryo mitbekommen, manchmal nicht“. — „Dabei könnte manchmal die Schnürung etwas ungenau gewesen sein, manchmal die dorsale Zelle kleiner als die ventrale, manchmal beides zusammen“ (p. 517, 518). Ich schliesse mich dieser Auffassung SPEMANN's an. Das, was speciell in dem evident schräg geschnürten ersten Keime die ventrale Hälfte vom hinteren Ende des virtuellen Embryos mitbekommen hat, ist ein seitlicher winziger Abschnitt des terminalen axialen Keimbezirkes, der Appositionszone der dorsalen Urmundlippe, des Keimes für die Axengebilde des Embryos. Dieser ist, wie wir in den Fällen von Duplicitas anterior gesehen haben, in früheren Entwickelungsstadien noch sehr unregulirungsfähig, so zwar, dass seine seitlichen Abschnitte isolirt im Stande sind, bilateralsymmetrisch angeordnete Axengebilde zu produciren. Diese Fälle bieten gewissermaassen den Uebergang von der frontalen zur medianen Schnürung, es sind sozusagen schräge Verdoppelungen. Im Uebrigen sind diese Fälle ein neuerlicher Beweis dafür, dass das Material zur Bildung der Hirnplatte zu Beginn der Gastrulation nicht an der animalen Hälfte des Eies determinirt sein kann, denn die Hirnplatte der ventralen Keimhälfte hat

sich in einem in der Nachbarschaft der Frontalebene gelegenen Territorium entwickelt, welches unter normalen Umständen indifferent bleibt. Sie ist durch die Umregulirung und Selbstdifferenzirung eines seitlichen Abschnittes der dorsalen Urmundlippe entstanden, welchen die ventrale Keimhälfte in Folge der etwas schrägen Schnürung mitbekommen hat.

Wie SPEMANN ausdrücklich hervorhebt, bilden solche Fälle die Ausnahme. Die Regel ist, dass in Fällen reiner frontaler Schnürung die ventrale Hälfte nicht die Fähigkeit besitzt, die Medullarplatte, Chorda und Dorsalsegmente also axiale Gebilde zu produciren. Sie liefert ausschliesslich Ektoderm, Entoderm bezw. Dotterzellenmasse und peristomales Mesoderm. Ein anderes Ergebniss des Versuches war vom morphologischen Standpunkte aus auch nicht zu erwarten. Die ventralen und seitlichen Abschnitte der Gastrula, insbesondere des Urmundes, haben in diesen Fällen genau dasselbe producirt, was sie unter normalen Verhältnissen im räumlichen, ungestörten Zusammenhange mit der dorsalen Hälfte bilden. Es liegt also thatsächlich ein exquisiter Fall von Selbstdifferenzirung vor — wie dies bereits SPEMANN in Erwägung gezogen hat (p. 490). Die seitlichen und ventralen Randabschnitte des Urmundes sind an der Bildung der Axenorgane vollkommen unbetheiligt. Sie haben gerade so ihre specifischen, im Laufe der Phylogenese erworbene Entwickelungspotenz — vornehmlich zur Bildung des peristomalen Mesoderms, des Angiohämoblastems — wie die dorsale Urmundlippe. Im Vergleiche sind allerdings die Leistungen, welche die dorsale Urmundlippe übernommen hat, viel grossartiger — speciell bei Formen, die, wie der *Amphioxus*, noch kein ventrales peristomales Mesoderm erworben haben. Der ventralen Urmundlippe und den seitlichen Urmundrändern fällt also bei der Bildung des Embryos eine ebenso selbständige Aufgabe zu wie der dorsalen Urmundlippe. Wir dürfen daher nicht die ersten als „Nebendifferenzirungsgebilde" betrachten, „die von den vor ihnen gelegenen Hauptdifferenzirungsgebilden (der dorsalen Urmundlippe) ihre Rolle zugetheilt bekommen" (SPEMANN, p. 516). Im Vergleiche mit der dorsalen Lippe erscheint die Potenz der ventralen Lippe allerdings etwas „beschränkt", sie ist aber nicht beschränkt worden, weil die ventrale Lippe niemals die Potenz zur Bildung der Axenorgane erworben hatte. — In einem anderen Sinne kann möglicher Weise die Potenz der ventralen Lippe secundär beschränkt worden sein, wenn nämlich die Wirbelthiere thatsächlich von Trochophora-ähnlichen Formen abstammen, für welche die Ausbildung ventraler Urmesodermzellen charakteristisch ist. — Niemals nimmt aber etwa die dorsale Blastomere der „ventralen Blastomere gewissermaassen das Material weg" (p. 496). Es bedarf auch bei der Entfaltung der letzteren nicht „eines Anstosses" (p. 252) oder einer „von oben nach unten fortschreitenden differenzirenden Wirkung" (p. 496), sondern es ist thatsächlich „Mangel an differenzirungsfähigem Material" (p. 252), welches die ventrale Hälfte nicht die Axengebilde des Körpers hervorbringen lässt. — So hat uns denn die morphologische Untersuchung — die Entwickelungsgeschichte — ganz bündige Antworten auf die bei der Vornahme der Experimente sich ergebenden Fragen gegeben und die — auch noch so geistvoll durchgeführte — Umschreibung der eigentlich so einfachen Vorgänge überflüssig gemacht. Es hat sich wiederum gezeigt, dass die experimentelle Forschung erst dann einsetzen sollte, wenn die morphologische Untersuchung einem gewissen Abschlusse nahe ist. Dann bildet diese zielbewusst durchgeführte Forschungsmethode eine überaus werthvolle Controlle und Ergänzung unserer auf der breiten Basis der morphologischen Untersuchung gewonnenen Auffassung.

Die Versuche SPEMANN's — insbesondere der eine Fall (1901, 92, p. 459) — beweisen also, dass etwa die ventralen zwei Drittel des Urmundrandes, also die ganzen mittleren Drittel der seitlichen Urmundhälften am Aufbau der Axengebilde des Embryos vollkommen unbetheiligt sind, dass ferner die kurzen, der dorsalen Hälfte verbliebenen peristomalen, zwischen der dorsalen Urmundlippe und der Ligatur gelegenen Mesodermkeime im Stande sind, das gesammte peristomale Mesoderm (Angiohämoblastem) des abgeschnürten dorsalen Keimes vicariirend zu erzeugen. Das ausschliesslich peristomale Mesoderm der ventralen

Hälfte differenzirt sich in Fällen genauer frontaler Durchschnürung nicht in Blut und Gefässzellen, sondern wird ebenso wie die übrigen Keimblätter dieser Hälfte abortiv. — Eine genauere Localisation der Anlage der Axengebilde des Keimes ermöglicht das eine — auch von anderen Experimentatoren bestätigte — Versuchsergebniss von EYCLESHYMER (1898) an *Bufo* und *Amblystoma*. Eine an der dorsalen Urmundlippe zu Beginn der Gastrulation gesetzte Anstichmarke fand sich später am distalen Ende der Medullarplatte vor. Dieses Ergebniss ist insofern von besonderer Bedeutung, weil die Beobachtung in jener Entwickelungsphase erfolgte, wo sich die dorsale Urmundlippe gewissermaassen im Stadium der Bifurcation befindet und das apponirende, angestaute Zellmaterial jener terminalen Proliferationsstätte auf die benachbarten dorsolateralen Randabschnitte des sagittalen Urmundspaltes übergreift. Dieses Ergebniss spricht also auch dafür, dass der Keim für die Axengebilde des Embryos dorsal gelegen ist.

Alle diese Thatsachen sind mit der Concrescenztheorie unvereinbar. Bevor wir jedoch diese Anschauung eingehender berücksichtigen, wollen wir die Bedingungen und Umstände zu ermitteln trachten, unter denen die als Spina bifida (HERTWIG) oder Asyntaxia medullaris (ROUX) beschriebenen Missbildungen zu Stande kommen. — Bekanntlich hat ROUX (1888) als erster solche Bildungen an Anurenlarven beobachtet. Er fand, „ohne dass ein Eingriff am Ei stattgefunden hatte", dass „der Urmund sich nicht verengte, sondern die ganze weisse Unterseite des Eies noch sehen liess, während schon die Differenzirung der schwarzen Seite so weit vorgeschritten war, dass am Aequator des Eies neben dieser weissen Masse jederseits ein wohlausgebildeter Medullarwulst sich fand, der nur vorn und hinten mit dem der anderen Seite in Verbindung stand. — Die durchaus schwarze Oberseite liess dabei nach innen von den den Seitenrand bildenden Medullarwülsten die wohlgebildeten Urwirbelsegmente und die Haftnäpfe erkennen. Die Querschnitte durch diese Missbildung zeigen unter jedem der beiden Medullarwülste eine durch die halbe Anzahl der sie zusammensetzenden Zellen charakterisirte Semichorda dorsalis und lassen zugleich erkennen, dass der Entoblast fehlt" (p. 526). — Dieselben Resultate erzielte HERTWIG (1892) durch Ueberfruchtung der Froscheier. Es kamen fast alle Grade einer Urmundspalte zur Beobachtung, ohne dass es indess, wie HERTWIG selbst bemerkt, gelungen wäre, die continuirliche Entwickelung dieser eigenartigen Bildungen zu verfolgen. So konnte HERTWIG mehrere Fälle einer totalen Urmundspalte sehen, die fast den ganzen Körper durchzog, in einem (extremen) Falle am vorderen Hirnende begann und an ihrem hinteren Ende von den paarigen Schwanzknospen begrenzt wurde (p. 268). Dabei fehlt jedoch, da der Keim schon als Neurula conservirt wurde, eine genauere Localisation des vorderen Endes, es lässt sich daher nicht ohne weiteres behaupten, dass das vordere Ende des Hirnrohres thatsächlich der vorderen Commissur der Medullarfalten normaler Embryonen entspreche. — In diesem extremen Falle fehlte auch „jede Einstülpung, welche die erste Anlage einer Kopfdarmhöhle darstellen würde" (p. 368). „In anderen Fällen war stets ein kleiner Theil der Kopfregion in nahezu normaler Weise ausgebildet." — „Kurz vor der Theilung des Nervenrohres hat sich rechts und links ein Hörbläschen von der Oberhaut abgeschnürt, so dass wir die Stelle, wo der Kopf als geschlossenes Gebilde aufhört, in die Gegend des verlängerten Markes verlegen können" (p. 378). Bei älteren Embryonen war die Spalte meist durch eine von vorn nach hinten und umgekehrt vorgreifende Verwachsung der Spaltränder zur Obliteration gebracht. Zuletzt erfolgt in der Regel der Verschluss an der Wurzel des in abnormer Weise dorsalwärts gekrümmten Schwanzes. Besonderes Augenmerk richtete HERTWIG auf die Vorgänge bei der Bildung des Schwanzes. Er fand, „dass am hinteren Ende des Embryo der Urmund in einem kleinen Bezirk seine Beschaffenheit verändert. Während er sonst überall sich zur Rückenmarksanlage und zur Chorda differenzirt, zu ersterer in seinem ektodermalen, zu letzterer in seinem entodermalen Blatt, unterbleibt der Differenzirungsprocess in der Gegend, welche zur Afterrinne wird." „Den sich in die oben genannten Organe differenzirenden Theil können wir als Keimring bezeichnen. Derselbe ist also nach hinten durch die Afterrinne unterbrochen. An dieser Unterbrechung bilden sich seine beiden Enden zu den Schwanz-

knospen aus, die über die Afterrinne hinaus wachsen und sich in derselben Weise wie die Keimringhälften in die einzelnen Anlagen, Rückenmark, Chorda, mittleres Keimblatt weiter sondern" (p. 385). — Auf p. 382 bemerkt HERTWIG: „Bei Durchmusterung der Schnittserien durch den Rücken von verschiedenen Embryonen fällt die oft ungleiche Entwickelung der Organhälften an den beiden Urmundrändern auf. Von einem vollständig symmetrischen Verhalten führen Uebergänge zu Befunden, in denen es auf einer Seite des Urmundes zu gar keiner Organanlage gekommen ist. In einem solchen extremen Fall ist keine Spur einer Rückenmarkanlage, einer Chorda selbst eines mittleren Keimblattes vorhanden. Die Dottermasse ist auf der ganzen rechten Seite nur von einer dünnen Ektodermschichte überzogen, welche sich an der Stelle des Urmundrandes an die Dotterzellen ansetzt und dabei an einzelnen Strecken zu einer mehr oder minder weit vorspringenden Falte erhebt" (p. 383). (An der betreffenden Abbildung Taf. 18, Fig. 27 scheint es, als ob am Uebergange des Ektoderms in das Entodermfeld der Dotterzellenmasse eine schmale peristomale Mesodermzone eingeschaltet wäre.) Auch GURWITSCH (1896) hat an in Salzlösungen aufgezogenen Keimen derartige hochgradige Asymmetrien wiederholt beobachten können. Von seinen Befunden scheinen mir diejenigen besonders beachtenswerth, die sich auf die topischen Beziehungen der Hirnplatte zum Urmundrande beziehen. So bemerkt GURWITSCH: „Das Lithiumchlorid bewirkt mannigfache Bildungen, die uns deutlich genug erweisen, dass die Entstehung der Medullarwülste aus dem Materiale der oberen Hemisphäre erfolgt und in keinem directen Zusammenhange mit den Urmundrändern steht. Wir sehen, dass die Medullarwülste in ihrer Länge und, was noch wichtiger, in ihrer Richtung ganz unabhängig von den Urmundrändern sind. In manchen Fällen legen sie sich hufeisenförmig an, fassen zwischen sich ein breites Feld und reichen gar nicht bis zum Urmundrand. In vielen anderen Embryonen weicht die Längsrichtung der Medullarwülste von einer zum Urmundrande senkrechten so bedeutend ab, dass die Medullarrinne auf einer ziemlich langen Strecke annähernd parallel mit den letzteren verläuft. In den soeben angeführten Fällen nimmt der schwarze Epiblast kaum mehr wie die Hälfte der Eikugel ein, und trotzdem sind die axialen Gebilde in einer ganz bedeutenden Länge angelegt und folglich mit voller Evidenz auf der ursprünglich schwarzen Hemisphäre entstanden." „Die Verhältnisse sind hier um so interessanter, als das Nervensystem schon eine sehr hohe Entwickelungsstufe erreicht hat, das Medullarohr eine weitgehende Differenzirung zeigt, die Spinalganglien sehr gut entwickelt sind. Trotzdem ist die Urdarmwandhöhle nur ein sehr enger Spalt, die grössere Hälfte des Eies entbehrt des schwarzen Epiblastüberzuges, und auch in dem sonstigen Habitus blieb die vegetative Eihälfte auf einer sehr niederen Entwickelungsstufe zurück. — Die Medullarwülste sind in einer ziemlichen Ausdehnung angelegt, obwohl die ganze mit schwarzem Epiblast überzogene Partie des Embryos kaum die Hälfte der Eikugel einnimmt" (p. 230). „Strychninlarven" von ***Bufo*** zeigten „das bekannte Bild der Spina bifida: An einem ziemlich weit ausgebildeten Embryo ist der grösste Theil des Rückenmarks von einem riesigen, emporragenden Dotterpfropf eingenommen; letzterer wird von einem ringförmigen Wulst umgeben, dessen hinteres Ende zwei Anschwellungen, die beiden Schwanzknospen erkennen lässt" (p. 231).

ROUX erklärt das Zustandekommen der fraglichen Bildung dadurch, „das das Material zur späteren Bildung der Medullarplatte jederseits durch seitliches Herabwachsen vom Aequatorrande aus auf die Unterseite des Eies vorgeschoben wird, und dass diese von beiden Seiten her einander entgegenwachsenden Platten unten in der Medianebene mit einander verschmelzen. Diese Verschmelzung findet successive und zwar in cephalocaudaler Richtung statt" (p. 529). Bleibt das normale Herabwachsen der beiden seitlichen Hälften der Medullarplatte von dem Aequatorrand der Blastula her und damit auch die Vereinigung dieser beiden Hälften der Medianlinie auf der Unterseite aus, dann entsteht die von ROUX als „Asyntaxia medullaris" bezeichnete Missbildung. „Es lag also hier nur eine Verzögerung des Herabwachsens der jederseitigen halben Dorsalplatte vom Aequator des Eies her vor, während die qualitative Differenzirung, dadurch nicht gehemmt, die Medullarwülste vor dem Verschmelzen der Dorsalplattenhälften herstellte" (No. 21, p. 444). — HERTWIG pflichtet der Auffassung

ROUX's in seiner Urmundtheorie bei[1]) und präcisirt dieselbe dahin: „dass der Urmund sich bald nach seiner ersten Anlage durch Verwachsung seiner Ränder vom vorderen Ende an schliesst, während er sich nach hinten vergrössert und eine Zeit lang offen erhält. Die einzelnen Entwickelungsstadien eines Wirbelthierkeimes zeigen uns daher immer nur einen kleinen, dem jeweiligen Stadium entsprechenden Abschnitt des Urmundes geöffnet. Wollen wir uns eine Vorstellung von seiner Gesammtausdehnung verschaffen, so müssen wir uns alle die Stellen, wo vom Beginne der Entwickelung an eine Verschmelzung der Urmundränder stattgefunden hat, geöffnet denken. Einen solchen Befund geben uns die Froschmissbildungen, bei denen die Hemmung im Verschlusse des Urmundes den höchstmöglichen Grad erreicht hat. Hier dehnt sich der Urmund vom vorderen Ende der Anlage des Nervensystems und der Chorda dorsalis bis zum After also durch die ganze spätere Rückengegend des Embryos in ganzer Länge aus" (p. 425). In consequenter Durchführung dieser Auffassung stellt sich nur HERTWIG selbst in Gegensatz zu seiner ursprünglichen, auf gründlicher Untersuchung der *Triton*-Entwickelung basirenden Erkenntniss (1883, p. 297; vergl. auch oben p. 674) und behauptet nun: „In der Rückenrinne erblicke ich jetzt die Nahtlinie, in welcher bald nach dem Beginne der Gastrulation die Urmundränder sich in einer von vorn nach hinten langsam fortschreitenden Richtung in der Medianebene zusammengelegt haben und verschmolzen sind" (p. 429). „Die Vergrösserung des Urmundes nach hinten" stellt sich HERTWIG in der Weise vor, dass „der offen bleibende Theil sich eine Zeit lang durch Wachsthum (Einschieben durch Theilung neugebildeter Zellen) ergänzt" (p. 432). — Auch hinsichtlich der Anlage des Mesoderms glaubt HERTWIG in consequenter Durchführung der Urmundtheorie neue Gesichtspunkte gewonnen zu haben, die seine classischen Untersuchungen vom Jahre 1883 „in einem klareren Lichte erscheinen lassen" (p. 428). — „Ich liess dasselbe sich nicht nur in der Umgebung des Urmundes, sondern auch zu beiden Seiten der Chordaanlage dadurch bilden, dass sich Zellenmassen, welche die Cölomtaschen darstellen, zwischen die beiden primären Keimblätter einstülpen. RABL unterschied hierauf, je nachdem der erste oder der zweite Bildungsmodus stattfindet, einen peristomalen und einen gastralen Mesoblast. Diese Unterscheidung hat nur die Bedeutung einer topographischen Eintheilung des Mesoblast nach den Verbindungen, die er auf gewissen Entwickelungsstadien mit den Nachbarorganen zeigt. Eine tiefere, genetische Bedeutung kommt derselben nicht zu. Denn da die Chordaanlage sich an der Verschmelzungsstelle der Urmundränder bildet, so ist das zu ihrer Seite befindliche mittlere Keimblatt ebenfalls durch Einfaltung an den Urmundrändern entstanden zur Zeit, als dieselben sich noch nicht in der Nahtlinie verbunden hatten. Alles, was auf vorgerückteren Entwickelungsstadien nach der Ausdrucksweise von RABL in topographischer Beziehung als gastraler Mesoblast bezeichnet werden kann, ist auf jüngeren Entwickelungsstadien ebenfalls peristomal gewesen und erst durch den Verschmelzungsprocess der Urmundränder gastral geworden" (p. 429). Die Bildung der ventralen Urmundlippe stellt sich HERTWIG nun folgendermaassen vor: Der Gastrulationsprocess erstreckt sich über einen längeren Zeitraum und schreitet von vorn nach hinten fort. Caudalwärts vergrössern sich die seitlichen Urmundlippen, indem sich an der Randzone die Cölomtaschen durch Einstülpung weiter ausdehnen, sie schliessen sich endlich an einer der ersten Einstülpung vis à vis gelegenen Stelle der ursprünglichen Keimblase zu einem Ring („Entstehung der ventralen Urmundlippe") (p. 431). — Eine etwas eigenartige Auffassung vertritt endlich GURWITSCH hinsichtlich der Entstehung der Spina bifida: Wir sind nämlich vollständig berechtigt, anzunehmen, dass wir es in unseren Fällen von Spinae bifidae, die wir sowohl in den „Strychnin"- wie in den „Koffeinembryonen" beobachtet haben, mit reinen Berstungsproducten zu thun haben, und dass die von HERTWIG für seine analogen Fälle angenommene Auffassung der Embryonen als Hemmungsmissbildungen uns nicht gerechtfertigt erscheint. Der Umstand, dass die meisten

1) Doch weist HERTWIG darauf hin, dass von einer Darmblattlosigkeit (Anentoblastia), wie ROUX die Missbildung auch genannt hat, keine Rede sein könne. In der That ist die ganze auf einem Querschnitt durch eine Spina bifida zwischen den beiden Semichordae frei liegende, die Dotterzellenmasse begrenzende Zellschichte ein echtes Entoderm und entspricht einer schräg transversalen Zone des *Amphioxus*-Urdarmes.

der HERTWIG'schen Embryonen streng bilateralsymmetrisch sind, liesse sich einfach darauf zurückführen, dass die Spaltung der Dorsalplatte schon auf einem Stadium stattgefunden, wo von der Missbildung der Axialorgane noch keine Rede war, so dass es sehr wohl möglich gewesen, dass eine ziemlich genaue Halbirung des Materiales für die später auftretetenden Medullarplatten und Semichordae stattgefunden hat" (p. 233). „Die Spinae bifidae der Strychnin- und Coffeinculturen fassen wir nach dem oben Auseinandergesetzten nicht als vitale, sondern als deletäre Erscheinungen, bedingt durch ein Aufquellen der nekrotischen Dottersubstanz auf" (p. 256). In seinem Resumé theilt GURWITSCH noch die Beobachtung mit: „NaCl und NaBr sind zwei Stoffe, deren Vorhandensein in bestimmten Concentrationen im Zuchtwasser eine exquisite Anencephalie der Froschembryonen hervorruft. Das Lithiumchlorid beeinflusst noch stärker als Kochsalz die Blastoporusregion des Embryos, wirkt dagegen fast gar nicht auf den Hirntheil desselben ein" (p. 256).

Aus dem über das Zustandekommen der Spina bifida Angeführten ergiebt sich, dass die Abschwächung der Entwickelungspotenz des Keimes und der vegetativen Eihälfte bezw. des sie bedeckenden Entodermfeldes im Besonderen eine Vorbedingung für die Entstehung dieser Missbildung ist. Viel markanter, als unter normalen Umständen, macht sich der behindernde Einfluss der inactiv, geradezu passiv gewordenen, späterhin absterbenden und aufquellenden Dotterzellenmasse auf den Vollzug der Gastrulation und der Längenentwickelung des Keimes bemerkbar. Der Urmund kommt im Bereiche des Aequators, oft sogar oberhalb desselben zur Anlage. Die vorquellende Dotterzellenmasse weitet ihn noch mehr aus, als unter normalen Umständen. Das Ektodermfeld nimmt sich an der Oberfläche des Eies wie eine Calotte aus. Die Invagination der (sich pigmentirenden) Randzone des Entoderms — die GURWITSCH ganz treffend als activen Entoblast bezeichnet — sowie der Keimbezirke des Chordablastems und des axialen Mesoderms kommt in annähernd normaler Weise zu Stande. Das Entodermfeld der Dotterzellenmasse hingegen (passiver Entoblast nach GURWITSCH) bleibt vollkommen immobilisirt und zeigt keine Anzeichen der von KOPSCH nachgewiesenen Zellverschiebung und Wanderung. — Besonders eingreifend wird aber die Längenentwickelung des Keimes behindert, die, wie wir oben gesehen haben, einerseits durch das appositionelle Wachsthum der dorsalen Urmundlippe, andererseits durch die intussusceptionelle Flächenausdehnung der seitlichen und ventralen Wandabschnitte der Gastrula zu Stande kommt. Während sich unter normalen Umständen der Urmundrand in jener ersten Phase der Längenentwickelung fast ungestört concentrisch oder ein wenig dorsalexcentrisch verengern kann, muss er sich bei Spina bifida-Keimen zuerst über den Aequator der passiven, vorquellenden Dotterzellenmasse vorschieben, sich also zuerst wie bei meroblastischen Anamniern erweitern — um sich dann erst verengern zu können. Dazu kommt es nun in den meisten, hochgradigen Fällen gar nicht. Der Urmundrand ist gewissermaassen noch nicht so umregulirt, dass er sich den geänderten Verhältnissen so rasch anpassen und den Dotter so überwachsen kann, wie z. B. bei Teleostiern oder — in etwas modificirter Weise — den Selachiern. Das Vorwachsen der seitlichen und ventralen Randabschnitte des Urmundes macht also ganz minimale Fortschritte. Daran hindert sie ihre innige Verbindung mit dem Ektodermfeld der Dotterzellenmasse, die bei jenen Meroblastiern durch secundäre Isolirung gelöst wird. Der Urmund bleibt also lange Zeit weit geöffnet, und aus ihm quillt die absterbende Dotterzellenmasse hervor. Derjenige Randabschnitt, der sich den geänderten Verhältnissen am ehesten anpassen kann und in Folge seiner gesteigerten Entwickelungspotenz dem vorgelagerten Widerstand ausweichen kann, ist die dorsale Urmundlippe, der proliferirende Keim für die Axenorgane des Embryos. Die Thätigkeit dieser terminalen Wachsthumszone vollzieht sich wie unter normalen Umständen. Sie verlängert sich zunächst durch intussusceptionelle Entfaltung vorwiegend nach vorn hin, gleichzeitig setzt auch schon ihre appositionelle Thätigkeit ein, indem sie in einem mittleren Abschnitte der anfänglich einheitlichen Wachsthumszone den segmentirten Körperabschnitt anzulegen beginnt (apponirte intermediäre Zone). Hierbei muss sie dem Fortgange der Apposition entsprechend zurückweichen. Unter normalen Verhältnissen vollzieht sich dies in der ersten Phase der Längenentwickelung — bis

zum Verschwinden des Dotterpfropfes fast unbehindert. Bei Spina bifida-Keimen wird ihr das durch die vorgelagerte mächtige Dotterzellenmasse völlig unmöglich gemacht. So bleibt denn der apponirenden, dorsalen Urmundlippe nur der Ausweg nach vorn oder lateralwärts offen. Im ersteren Falle würde sie zu einem punctum fixum werden, und die apponirten Axengebilde würden nach vorn zurückweichen. In Folge der Beengung des calottenförmigen Ektodermfeldes, in welches sich ohnedies schon die intussusceptionell vorwachsende Kopfanlage vorschiebt, dürfte ein ausgiebigeres Zurückweichen der apponirten Axenorgane in dieser Richtung sehr erschwert sein. So bleibt also nur noch der Ausweg nach der Seite hin offen, entlang den maximal gedehnten seitlichen Urmundrändern. Diese bieten hierfür entschieden die günstigsten Verhältnisse, d. h. den geringsten Widerstand dar. Dieser Ausweg kann nach beiden Seiten oder nur in einer Richtung betreten werden. Im letzteren Falle kommt es zu jenen hochgradigen Asymmetrien; das Medullarrohr, die Chorda verlaufen parallel dem Rande des Urmundes und biegen dorsomedian unter fast rechtem Winkel in die median eingestellte Kopfanlage um. Auf der gegenüberliegenden Seite bietet der Urmundrand das für diese Randabschnitte charakteristische Verhalten. Zwischen dem Ektoderm und dem Entoderm der Dotterzellenmasse die kümmerlichen Reste des kolossal in die Länge gezogenen (und daher am Querschnitte ganz unansehnlichen) peristomalen Mesodermkeimes. Doch scheint es in solchen Fällen nicht zu einer völligen Umbiegung der apponirenden Wachsthumszone nach der einen Seite zu kommen. Es fehlt nämlich dem ausbiegenden Körpertheile die eine Segmentreihe. (Es ist auch nicht angegeben, ob an demselben auch die beiden Spinalganglienreihen angelegt sind.) Jedenfalls kommen solche Fälle viel seltener zur Beobachtung, da ein völliges Umbiegen der terminalen Wachsthumszone nach der einen Seite, also um fast 90° doch auf grössere Schwierigkeiten stösst, als eine Theilung in zwei Schenkel. Dass dies aber möglich ist, beweisen auch jene Fälle von frontalen Einschnürungen des *Triton*-Keimes, in denen die Medullarplatte auch eine Strecke weit parallel der Ligatur umbiegen kann. — In der Regel wählt die dorsale Urmundlippe bezw. der terminale Appositionskeim den ersteren — ich möchte fast sagen den natürlicheren — Ausweg, sie theilt sich — indem sie nach vorn die Axengebilde apponirt — in zwei symmetrische Hälften, die nun im gleichen Tempo längs den seitlichen Urmundrändern auseinander- und zurückweichen. In diesem Fall wird also jener Nothausweg, den die dorsale Urmundlippe vorübergehend auch unter normalen Verhältnissen in der zweiten Phase der Längenentwickelung wenigstens in seinen allerersten Anfängen zu benützen scheint, voll und ganz betreten und ausgenützt. Die unter normalen Verhältnissen geradezu andeutungsweise vorhandene, ganz minimale, mediane Einfurchung oder Bifurcation der dorsalen Urmundlippe (die sogenannte Urmundnaht) wird durch die Divergenz beider Hälften immer grösser, es kommt zu einer völligen Spaltung des anfänglich unpaaren Keimes der Axengebilde, dessen beide Hälften nun unabhängig von einander in den Bahnen der gedehnten, seitlichen Urmundränder allmählich zurückweichen. Eingehendere Untersuchungen werden noch zu erweisen haben, in welcher Weise die successive Verdrängung dieser Randabschnitte erfolgt, ob durch ein Zurückbleiben im Wachsthum oder durch ein allmähliches Vorschieben des Zellmateriales derselben über die Dotterzellenmasse. Das eine aber steht unbedingt fest, und ist auch a priori nicht anders zu erwarten, dass die beiden Hälften der terminalen Appositionszone nicht bis an die ventrale Urmundlippe vordringen. Unter allen Umständen bleiben die ventrolateralen Abschnitte des Urmundrandes in ihrer ursprünglichen, specifischen Anordnung erhalten und bilden den von HERTWIG als Afterrinne bezeichneten Abschnitt. Der in diesem Abschnitte enthaltene, peristomale Mesodermkeim entfaltet sich wie unter normalen Bedingungen und liefert einen ventralen Abschnitt des Angiohämoblastems. An der proximalen Grenze dieses Abschnittes erheben sich die beiden Hälften des dorsalen Appositionskeimes über die Oberfläche und bilden nun selbständig, vollkommen frei und unbehindert als Schwanzknospen die paarig angelegten Axenorgane des Schwanzes. So erklären sich also jene hochgradigen Spaltbildungen, die von der Region der Hörblase bis ans Schwanzende reichen. Es ist — um den oben gewählten Vergleich weiter auszuführen — gerade so, wie wenn wir dem Vegetationskegel

eines Pflanzensprosses einen unnachgiebigen, keilförmigen Widerstand vorgelagert hätten. Sein proliferirendes, freies Ende wird sich nach den ersten Phasen der Einfurchung und Gabelung gespalten zu beiden Seiten des Widerstandes vorbeischieben, wobei dann die Zweitheilung auch auf die von ihm nach rückwärts zu apponirten Gebilde übergreift. Stets ist aber der apponirende Endabschnitt immer derselbe Keim geblieben — schier unerschöpflich in seiner Entwickelungspotenz. — So ist es auch bei den Spina bifida-Embryonen. Ob die terminale Appositionszone so wie beim *Amphioxus* während der ganzen Entwickelung einheitlich, dorsomedian sich vorschiebt, oder wie bei *Ceratodus* und den Amphibien während einer kurzen Phase der Längenentwickelung bei der Bildung eines mittleren Rumpfabschnittes ein wenig eingefurcht, im Uebrigen aber unpaar sich entfaltet oder endlich unter abnormen Verhältnissen, median eingeschlitzt und in zwei Hälften getheilt, nach vorn die Axenorgane anlegt, es ist doch immer dieselbe proliferirende Wachsthumszone, das unmittelbare Derivat der dorsalen Urmundlippe. — In typischen Fällen greift die Spaltung nicht über die Region der Hörbläschen nach vorn vor. Sind aber wirklich noch weiter vorn gelegene Abschnitte eingespaltet — wie in jenem extremen HERTWIG'schen Falle, der aber keine genaue Projection des vorderen Spaltendes auf den normalen Vorderkopf gestattet — dann müssen wir annehmen, dass sich der behindernde Einfluss der Dotterzellenmasse schon im Blastulastadium geltend gemacht hat, in welchem ein Theil des zur Bildung der dorsalen Urmundlippe bezw. des Neuralfeldes qualificirten Materials allmählich gegen den Aequator vorgeschoben wird. Es würde also dann bereits die allererste Anlage der dorsalen Urmundlippe, des Keimes für die Axengebilde des Embryos, eine abnorme Anordnung erfahren haben. Es wären dies dann die höchstgradigen Störungen in der Längenentwickelung, die überhaupt denkbar sind. Das thatsächliche Vorkommen eines solchen extremen Falles ist indess noch nicht bestimmt erwiesen. GURWITSCH fand auch in jenen Fällen von ganz hochgradigem Vortreten der Dotterzellenmasse die Hirnplatte stets einheitlich — auch morphologische Befunde, ferner die Anstich- und Schnürungsversuche sprechen dagegen, dass das vordere Kopfende am dorsalen Rande des Urmundes zur Anlage kommt. Möglicher Weise könnte in dem einen HERTWIG'schen Falle auch ein geringerer Grad von Anencephalie vorliegen, die, wie GURWITSCH mitgetheilt hat, für gewisse Schädigungen geradezu specifisch ist.

Der Ausgleich der Spaltbildung kann nachträglich durch eine secundäre Concrescenz der paarig angelegten mittleren Axenorgane zu Stande kommen, wodurch dann wieder annähernd normale Verhältnisse hergestellt werden. Diese Verwachsung kann früher oder später, in ganzer Ausdehnung oder nur partiell erfolgen — so kommen dann die verschiedenen Grade der Spaltbildung bei älteren Embryonen zu Stande (Katadidymi, Mesodidymi). ROUX hat also mit seinem Ausdrucke „Asyntaxia medullaris" nur jenen Zustand charakterisirt, der durch das Ausbleiben der nachträglichen Vereinigung der gespaltenen Hälften herbeigeführt wird. Insofern hat dieser Ausdruck seine Berechtigung. Er besagt aber nichts über das eigentliche Wesen dieser Missbildung. Für dieses ist es vollkommen gleichgültig, ob eine nachträgliche Reparation der Spaltbildung stattfindet oder nicht. Es hat sich gezeigt, dass die Spaltbildung kein primärer, d. h. unter normalen Verhältnissen bestehender Zustand ist. Es ist, wie bereits SCHULTZE (1898) hervorgehoben hat, unstatthaft, aus dem Vorhandensein einer Spina bifida darauf zu schliessen, dass am normalen Keime das Material für die Bildung der Medullarwülste in der Urmundrandzone aufgespeichert sei und erst secundär durch eine mediane Concrescenz an der Ventralseite zur Vereinigung komme. Die Spina bifida ist somit als ein abnormer, durch die Behinderung und Ablenkung der Längenentwickelung geschaffener Zustand anzusehen, sie ist insofern also eine Hemmungsbildung, weil das normale Längenwachsthum in der Medianebene behindert ist. Sie ist aber vor allem eine Spaltbildung, weil sich der terminale Appositionskeim in Anpassung an den ihm vorgelagerten Widerstand der Dotterzellenmasse — in typischen Fällen entzwei spaltet und das Hinderniss gewissermaassen umwächst. Es scheint mir also der von HERTWIG vorgeschlagene, beschreibende Ausdruck das Richtige zu treffen. Der Ausdruck Asyntaxia (bezw. Syntaxia) medullaris charakterisirt gewissermaassen den tertiären, durch die Nicht-

vereinigung bezw. Vereinigung der gespaltenen Abschnitte charakterisirten Zustand, die Bezeichnung Spina bifida hingegen das eigentlich Abnorme, den secundären Zustand, die veränderte Anordnung und Wachsthumsrichtung des unter normalen Umständen dorsal gelagerten Keimes für die Axenorgane des Embryos.

In der Divergenz HERTWIG 1883 und HERTWIG 1892 muss ich mich entschieden auf die Seite des Ersteren stellen. Was HERTWIG damals ganz objectiv geschildert und abgebildet hat: dass der Urmundspalt und die Rückenrinne „in ihrer Genese vollkommen verschieden sind" (p. 297), besteht auch heute noch zu Recht, durch zahlreiche Beobachtungen und Experimente bestätigt. Der Urmund, das Grenzgebiet zwischen dem Ektoderm- und Entodermfeld, seitlich und ventral durch die Einlagerung des peristomalen Mesodermkeimes charakterisirt, ist sozusagen ein festes Gebilde, dessen vom Beginne der Gastrulation an bestehende Anordnung im Laufe der Entwickelung nicht wesentlich verändert wird. Der Urmund verengt sich wohl, sein Rand wird kürzer, aber die integrirenden Bestandtheile desselben bleiben so lange unverändert, bis sie die Leistungen, zu denen sie schon von Anfang an unter dem Einflusse gewisser Correlationen bestimmt waren, vollführt haben. Die Thatsache allein schon, dass die seitlichen und ventralen Abschnitte des Urmundrandes noch vor Beendigung der relativen Längenentwickelung des Rumpfes nach vollzogener Ausschaltung des peristomalen Mesoderms zum einfachen Umschlagsrand (Afterrand) werden, ohne dass dadurch die Längenentwickelung auch nur im geringsten beeinflusst wird, ist mit dieser Hypothese unvereinbar. Wenn HERTWIG ferner behauptet, dass das ventrale peristomale Mesoderm durch die mediane Vereinigung der ventralwärts vordringenden Cölomfalten entsteht, so verlässt er damit den Boden objectiver Befunde. Es lassen sich keine stricten Beweise dafür erbringen, dass das ventrale peristomale Mesoderm ausser dem Angiohämoblastem, welches es ganz sicher liefert, auch Seitenplattenabschnitte producirt. Es ist vielmehr in hohem Grade wahrscheinlich, dass die axial entstandenen Seitenplatten das gesammte peristomale Mesoderm — bis zum vorderen Ende der das Endocardium liefernden Randzone — bei ihrer ventralwärts gerichteten Ausbreitung überwachsen. Dies vollzieht sich unter Bildung eines ventromedianen Gekröses. Es verhalten sich also die Seitenplatten ganz ähnlich, wie beim *Amphioxus*, der bekanntlich kein ventrales peristomales Mesoderm besitzt. — Das peristomale und das axiale (gastrale) Mesoderm sind also ihren Leistungen und ihrer Anlage nach wesentlich verschiedene Mesodermabschnitte, deren Keime zwar unmittelbar an einander grenzen. Das axiale Mesoderm ist nicht, wie HERTWIG annimmt, seiner Längsseite, sondern vielmehr seiner caudalen Schmalseite nach peristomal. Dieses distale Ende ist an der dorsalen Urmundlippe in jenen peristomalen Mesodermring eingeschaltet, der nur dorsomedian durch das Chordablastem unterbrochen erscheint. Von einer — mittelbaren — Concrescenz der axialen Mesodermkeime kann demnach keine Rede sein.

RABL hat in seinem Vorworte zur Theorie des Mesoderms (1896, p. XVI) einer ventral-excentrischen Verengung des Urmundes das Wort geredet. „Die Urmundränder rücken gegen einen excentrisch gelegenen Punkt des Urmundes vor, welcher der Mitte seines hinteren Randes entspricht. Der Gastrulamund nimmt anfangs nahezu den ganzen Rücken ein, er verkleinert sich in der Richtung von vorn nach hinten, und sein letzter Rest bleibt als eine kleine, dorsal am Hinterende des Rückens gelegene Oeffnung noch lange erhalten. Diese Art der Verkleinerung des Urmundes ist nun sicherlich keine Concrescenz, denn die Urmundränder verwachsen nicht längs einer von vorn nach hinten ziehenden Linie. Wenn man aber meine Auffassung anerkennt, so wird man die Concrescenztheorie HERTWIG's verwerfen müssen. Bei meiner Auffassung erklären sich alle Missbildungen, die HERTWIG beschrieben hat, in durchaus ungezwungener Weise.... Wenn der Urmund sich nicht in der von mir geschilderten Weise verkleinert, sondern in Folge irgend eines Hindernisses weit offen bleibt, nun aber doch die Differenzirung der Keimblätter ihren Fortgang nimmt, so wird es notwendiger Weise zur Bildung eines doppelten Medullarrohres, einer doppelten Chorda etc. kommen müssen." RABL scheint also anzunehmen, dass die Differenzirung dieser Gebilde auch unter normalen Verhältnissen an den seitlichen Urmundrändern erfolgt, sonst könnten sie ja doch bei der Hemmungsbildung nicht paarig sein. Damit stellt sich aber

RABL auf den Boden der Hypothese von ROUX, nach welcher der Keimbezirk des Medullarrohres am oder nahe dem Urmundrande gelegen ist, auf jene als irrthümlich erkannte Basis, auf welche die Concrescenztheorie gegründet wurde. Nach RABL sollte also die Rückenplatte durch ein ventral-excentrisches Vorwachsen der Urmundränder zu Stande kommen. Dies erscheint noch annähernd plausibel. Wie aber die nach seiner Auffassung im weiten Urmundrande gelegene, also zum (grossen) Theile bilateral angeordnete Chordaanlage auf solche Weise zu einem dorsomedianen Stab umgewandelt wird, hat uns RABL nicht verrathen. Seinem Schema nach müsste sie am Schlusse der Einengung eng zusammengekrümmt am Blastoporusrande gelegen sein. Die Längenentwickelung der paarigen axialen Mesodermanlagen ist auf Grund des vorgewiesenen Schemas überhaupt nicht vorstellbar. — Ob also RABL die „Verschlimmbesserung", die HERTWIG nach seiner Ansicht an der Concrescenztheorie durchgeführt hat, wettgemacht, erscheint mir einigermaassen fraglich. Jedenfalls ist die Ansicht, dass der Gastrulamund dem Rücken des Embryos entspricht und der Urmund sich ventral-excentrisch verengt, durch RABL's aphoristische Ausführungen noch keineswegs bewiesen. Der Urmund ist bei Beginn der Invagination allerdings weit geöffnet, wozu die Ansammlung der Dotterzellenmasse das ihre beiträgt. Er ist es aber auch beim *Amphioxus* und kann in dieser Form weder als Mundöffnung (wie z. B. bei der Trochophoralarve, den Anneliden, den Mollusken und anderen Wirbellosen) noch als Afteröffnung persistiren. Er muss also verengt werden. Diese Verengung erfolgt nun annähernd concentrisch — je nach dem Verhalten der seitlichen Lippen — zu einer frontal oder median gestellten Oeffnung. Die Urmundränder werden, indem sie radiär vorwachsen, verkürzt, ihr Zellmaterial wird zum Theil bei der Längen- bezw. Flächenentwickelung der Gastrula aufgebraucht. In ihren Leistungen bleiben sie sich jedoch gleich. Speciell die Axenorgane werden ausschliesslich von der dorsalen Lippe producirt, und diese allein repräsentirt den virtuellen Rücken des Embryos. Der Gastrulamund aber verengt sich zum After. — So hat sich denn gezeigt, dass die Spina bifida nicht als die Basis, sondern vielmehr als der Prüfstein unserer Anschauungen über die Längenentwickelung des Keimes zu betrachten ist. —

Hinsichtlich der prospectiven Bedeutung der beiden ersten Blastomerenpaare kann auf Grund der morphologischen Untersuchung für den Fall des normalen Ablaufes der Entwickelung und der regulären Uebereinstimmung der einen der beiden ersten Furchungsebenen mit der medianen Symmetriebene des Körpers — es sind ja in dieser Hinsicht nicht unerhebliche Abweichungen beobachtet worden — behauptet werden, dass der weitaus grösste Theil des Körpers von den Abkömmlingen des dorsalen Blastomerenpaares geliefert wird. Sämmtliche Axengebilde und deren Derviate, das gesammte Nervensystem, die Chorda, die axialen Mesodermflügel und ihre sich sowohl dorsal- wie ventralwärts vorschiebenden Abschnitte (Cölomwand, Angliosklerotome, Myotomfortsätze) sowie ein ansehnlicher, bis zur Schwanzspitze reichender Abschnitt der dorsalen Darmwand und des peristomalen Mesoderms (Angiohämoblastems) werden von bestimmten Abkömmlingen des dorsalen Blastomerenpaares geliefert, die im Blastulastadium einen ganz umschriebenen, in der dorsalen, äquatorialen Region gelegenen Zellcomplex bilden (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1). Die Abkömmlinge des ventralen Blastomerenpaares bilden etwa die ventrale Hälfte der abortiven Dotterzellenmasse und des dieselbe bedeckenden Entodermfeldes, einen ventralen Abschnitt der Rumpfhaut und einen kleinen ventralen Abschnitt des Angiohämoblastems (ca. 30 Proz. der Blutzellen und das zum grossen Theile der Rückbildung verfallende Dottergefässnetz). Alles Uebrige entsteht von der Dorsalseite des Keimes aus. Ich nehme den Procentsatz der Blutzellen deshalb so niedrig an, weil ein grosser vorderer Abschnitt des Angiohämoblastems — der ventralen Randzonen der Mesodermflügel — von jenen dorsolateralen an die axialen Ursprungszonen angrenzenden Abschnitten des peristomalen Mesodermkeimes geliefert wird. Letzterer bildet auch im Schwanzgebiete die Vena subintestinalis. Auch der grösste Theil des Endocardiums wird von den vordersten, zuerst angelegten, dorsolateral entstandenen Abschnitten der Randstreifen geliefert. Gerade diese vorderen in der Körpermitte gelegenen Abschnitte der

Randstreifen produciren die Mehrzahl der Blutzellen. Es erscheint also das dorsale Blastomerenpaar im Vergleiche zum ventralen beim normalen Ablaufe der Entwickelung geradezu totipotent, auf keinen Fall aber äquipotent mit diesem.

Der Versuch der experimentellen Feststellung der prospectiven Bedeutung und zugleich des Selbstdifferenzirungsvermögens der ersten Blastomeren ist bekanntlich zuerst von ROUX (1888) unternommen worden, und zwar in der Weise, dass eine oder mehrere der vier ersten Blastomeren durch Anstich verletzt und aus der Entwickelung ausgeschaltet wurden. ROUX erhielt auf diese Weise jene abnormen Gebilde, die er als Semiembryones anteriores, laterales (und posteriores) bezeichnete. Der Ausfall dieser Versuche hing also davon ab, ob die verletzten Blastomeren zur Seite der medianen oder der frontalen (nach ROUX transversalen) Theilungsebene gelegen waren. Was nun zunächst die seitlichen Halbbildungen, die sogenannte „Hemipoeesis lateralis" anbelangt, so zeigt sich, dass an der Seite der operirten Blastomere, die sich in eine blasige, sich zersetzende Dottermasse umwandelte, eine Blastula- und Gastrulahälfte (Semiblastula, Semigastrula nach ROUX) entstand, welch' letztere eine typische halbe Dorsalplatte (dorsale Wachsthumszone) aufwies. Diese bildete eine halbe Medullarplatte, eine halbe, sich allmählich stabförmig gestaltende Chorda und eine Reihe von Dorsalsegmenten aus. In manchen Fällen — nicht immer — entwickelte sich an der Grenze der operirten Seite von vorn nach hinten fortschreitend die andere Hälfte der Axenorgane. „Findet diese Postgeneration bei Hemiembryones laterales statt, so holt sie in der Bildung des zweiten Medullarwulstes die andere Hälfte ein, und die Entwickelung schreitet dann in beiden Antimeren weiter, das Medullarrohr wird geschlossen, der Kopf und Schwanz und die Ursegmente des Rumpfes werden beiderseits zu normaler Gestalt ausgebildet. Zum Theil entstehen dabei muntere, zum Theil aber auch bei äusserlich normaler Gestaltung matte, schwächliche, leicht absterbende Kaulquappen. Manchmal auch ist die Postgeneration unvollkommen oder sie bleibt ganz aus, während sich die entwickelnde Hälfte weiter differenzirt" (p. 487). In diesem letzteren Falle war also offenbar die eine der beiden seitlichen Blastomeren abgetödtet worden, und die Längenentwickelung der von der anderen gelieferten, dorsalen halben Wachsthumszone vollzog sich einseitig. Die dorsomediane Grenze des Urmundrandes lässt sich in solchen Fällen aus begreiflichen Gründen nicht genau angeben. — Im ersteren Falle hingegen hat sich die eine Blastomere in Anpassung an die geänderten nachbarlichen Verhältnisse zu einem totipotenten Keim entwickelt. Der unter normalen Verhältnissen, im ungestörten Zusammenhange mit der anderen Keimhälfte nur die eine Hälfte der Axengebilde liefernde Abschnitt der Dorsalplatte hat sich in ein bilateral-symmetrisch angeordnetes System umgewandelt und auf der Seite, wo normale nachbarliche Verhältnisse bestanden, etwas frühzeitiger die Axengebilde producirt, als auf der anderen, wo die abgetödtete Keimhälfte für die Längenentwickelung ganz neue äussere Bedingungen schuf. Diese Anpassung oder Umregulirung der Dorsalplatte kann nun eintreten, in anderen Fällen aber bleibt sie aus, und dann kommt er zur Bildung eines Hemiembryo lateralis.

Ganz anders steht es nun mit der Bildung des sogenannten Hemiembryo anterior. In diesen Fällen wurde die eine der durch die frontale Theilungsebene geschiedenen Blastomeren verletzt, und zwar — wie der Erfolg zeigte — die ventrale. Die von ROUX abgebildeten Halbembryonen zeigen ein ganz charakteristisches Verhalten. Sie sehen genau so aus, wie man es auf Grund morphologischer Untersuchungen mit aller Bestimmtheit, in ganz eindeutiger Weise zu erwarten hat. Die Abkömmlinge der einen dorsalen Blastomere haben eine regelrechte dorsale Urmundlippe (Dorsalplatte) gebildet, die an dem bereits gegen die operirte Hälfte zurückgewichenen Urmundrande nach beiden Seiten umzubiegen scheint. „Durchschnitte bekunden den normalen inneren Bau der Medullarplatte mit ihren Medullarwülsten, sowie der Chorda, des Mittelblattes und des Entoblast, welcher letztere aber eine nur spaltförmige, also für den Kopftheil dieser Entwickelungsstufe zu enge Urdarmhöhle umschliesst. — Die hintere Körperhälfte fehlt wie abgeschnitten" (p. 446). Letzteres wäre auch bei jedem normalen Embryo dieser Entwickelungsstufe der Fall. Ein normaler Embryo sieht in diesem Stadium hinsichtlich

der Anlage der Axengebilde genau so aus, nur mit dem einen Unterschiede, dass er statt der abgestorbenen, verletzten ventralen Blastomere die normaler Weise von derselben gebildeten ventrolateralen und ventralen Urmundränder, die zugehörigen Abschnitte der Dotterzellenmasse und des sie bedeckenden Entodermfeldes besitzt. Es fehlt allerdings die hintere Hälfte, weil sie eben zu dieser Zeit noch nicht apponirt ist; abgeschnitten, abgetödtet ist aber die ventrale Körperseite. Bei der Längenentwickelung der dorsalen Lippe kommen, den geänderten nachbarlichen Verhältnissen entsprechend, zwei Möglichkeiten in Betracht: entweder es kommt zur Bildung einer Spina bifida; die dorsale Urmundlippe, der Keim für die Axengebilde des Embryos spaltet sich gewissermaassen und weicht nach den beiden Seiten hin an der Grenze des operirten Feldes zurück — wie dies ROUX mehrfach beobachtet hat — oder aber er überwindet den vorgelagerten, passiven Widerstand und schiebt sich kerzengerade, in der Medianebene an der Oberfläche der abgestorbenen Hälfte zungenförmig vor, während die seitlich benachbarten Urmundränder weit zurückbleiben. Einen solchen Fall hat ROUX auf Taf. 7, Fig. 7b abgebildet. Kann man sich nun einen instructiveren experimentellen Beweis für die Richtigkeit der Angabe, dass die dorsale Urmundlippe den Keim für die Axengebilde repräsentirt, denken? Die dorsale Urmundlippe war in diesem Falle gewissermaassen vollkommen auf sich allein angewiesen. Frei und unabhängig von der Nachbarschaft hat sie sich auf der Oberfläche eines abortiven Materiales vorgeschoben und ihre gesteigerte Entwickelungspotenz, ihre Ueberlegenheit den übrigen Randabschnitten gegenüber aufs deutlichste bekundet. Wo sind die nach der Auffassung von ROUX u. A. in den seitlichen Randabschnitten determinirten Abschnitte der Medullarwülste geblieben? Wo findet deren mediane Verschmelzung statt? — ROUX deutet dieses Verhalten als Postgeneration, als „Nacherzeugung der nicht gebildeten Theile des Organismus" . . . „welche eine ganze halbe Körperhälfte wieder ersetzt" (p. 484). In diesem Fall kann es sich nicht um eine Postgeneration handeln, weil die betreffende caudale Körperhälfte in jenem frühen Entwickelungsstadium auch unter normalen Verhältnissen noch nicht apponirt ist und weil der Fortgang der Längenentwickelung in ganz typischer Weise erfolgte. Es handelt sich also um ein vollkommen normales, weiter fortgesetztes Längenwachsthum der Dorsalseite, die in Folge ihrer erhöhten Entwickelungspotenz den vorgelagerten Widerstand leichter überwindet als die in die ventrale Demarkationslinie sich fortsetzenden seitlichen Urmundränder. Es ist nur zu begreiflich, dass ROUX „bei dem Bestreben, möglichst alte Embryonen zu gewinnen, die meisten der vorderen halben Embryonen in Verlust gerathen sind" (p. 486).

Versuche zur Herstellung eines Hemiembryo posterior wird ein mit den morphologischen Befunden Vertrauter überhaupt nicht unternehmen, weil dies schon von vornherein unter allen Umständen aussichtslos ist, so bemerkt denn auch ROUX ausdrücklich, dass er von solchen keine sicheren Exemplare habe. Auch keiner von denen, die seine Experimente mit gewissen Modificationen wiederholt haben, hat je ein solches Ding zu Gesichte bekommen — zum grossen Leidwesen der Concrescenztheoretiker, denn es wäre in der That ein frappirender Erfolg gewesen, wenn die eine, lebensfrisch erhaltene Blastomere die nach ihrer Annahme in ihr enthaltenen grossen Entwickelungspotenzen auch gezeigt hätte und selbständig hintere Abschnitte der Axengebilde producirt hätte. Diesen Gefallen wird sie ihnen aber niemals thun — natürlich, weil die normalen Correlationen fehlen!

Was nun den von ROUX auf Taf. 7, Fig. 8 abgebildeten und p. 447 beschriebenen sogenannten Dreiviertelembryo anbelangt, so kann ich mich des Eindruckes nicht erwehren, dass nicht, wie ROUX meint, die linke vordere, sondern die rechte hintere Seitenhälfte fehlt. Es sieht doch auf der linken Seite des Bildes genau so aus, als ob hier die vorderen Abschnitte der Medullarwülste sich zur Verschmelzung anschicken wollten — ein Verhalten, welches bekanntlich in der Aftergegend in solcher Weise nicht zur Beobachtung kommt. (Prostoma- oder neurenterische Naht.) Für die Bildung des Canalis neurentericus aber ist der betreffende Embryo noch entschieden zu jung. Dass die Urdarmhöhle „im hinteren Bezirke wohlgestaltet", „im vorderen hingegen

als schmaler Spaltraum angelegt ist" (p. 448), widerstreitet ebenfalls unseren Erfahrungen an normalen Embryonen. Meiner Auffassung nach liegt eine partielle Spina bifida vor — dadurch complicirt, dass durch den in die eine Hälfte der Ventralseite gesetzten Defect das Zurückweichen der betreffenden Hälfte der dorsalen Urmundlippe, des halben Keimes für die Axengebilde — erschwert wurde und diese Hälfte der Dorsalseite im Wachsthum zurückgeblieben ist. — Einen ähnlichen Fall hat übrigens auch ZIEGLER (1902, p. 29) beschrieben. — Wie übrigens auch HERTWIG (1893) ausdrücklich hervorhebt, ist die Anstichmethode sehr ungenau und gestattet keine exacte Localisation der Verletzung. „Es war mir nicht möglich, das Resultat des Eingriffes mit einiger Sicherheit vorauszusagen" (p. 740).

Viel reinere und werthvollere Resultate ergeben die Durchschnürungsversuche, erstens weil auf diese Weise eine vollkommen exacte Sonderung der beiden Blastomeren möglich ist und die abgetödtete Blastomere die andere nicht als passives Material in ihrer freien, selbständigen Entwickelung hindert und zweitens beide Blastomeren sich parallel neben einander entwickeln — also eine gegenseitige Kontrolle möglich ist. Bei diesen Durchschnürungen oder starken Einschnürungen hat sich gezeigt (vergl. p. 705), dass die beiden zur Seite der primären Medianebene gelegenen Blastomeren und deren Abkömmlinge, wenn sie rechtzeitig von einander gesondert wurden, sich zu zwei Keimen entwickeln können. Sie gastruliren selbständig und erzeugen entweder vollkommen getrennte Zwillinge, oder nach dem Grade ihres Zusammenhanges die verschiedenen Grade der Duplicitas anterior. Wurden die zu beiden Seiten einer primären Frontalebene gelegenen Blastomeren von einander gesondert, so brachte es die eine zur Bildung eines ganzen Embryos, die andere lieferte ein ovoides Gebilde mit drei Keimblättern (Ektoderm, peristomales Mesoderm und Entoderm [Dotterzellenmasse]). — SPEMANN brachte den verschiedenen Erfolg seiner Experimente damit in Zusammenhang, dass die beiden Furchungsebenen eine verschiedene prospective Bedeutung haben, und nahm an, dass in dem selteneren ersteren Falle die Schnürungsebene der Medianebene (die in 25—30 Proz. die erste Theilungsebene ist), in dem zweiten Falle aber wie in der Regel der späteren Frontalebene entsprochen habe. Ich kann seiner Deutung vollkommen beipflichten. HERTWIG (Handbuch I, p. 634) hingegen glaubt, „dass sich diese Erklärungsversuche SPEMANN's in falschen Bahnen bewegen. SPEMANN lässt es ganz unberücksichtigt, dass eine an und für sich totipotente Furchungskugel an der Realisirung ihrer Entwickelungsmöglichkeiten durch hemmende Einflüsse verhindert werden kann." Es soll eine durch die Einschnürung verursachte ungleichmässige Vertheilung des Nahrungsdotters und eine Aufstauung im Zellmateriale die einseitige Entwickelungshemmung bedingen. Es ist nun nicht einzusehen, warum bei genau derselben Versuchsordnung, bei derselben Druckwirkung auf die Gestalt und Anordnung der ersten Blastomeren bei frontaler und medianer Schnürung in der weiteren Differenzirung des Keimes sich so fundamentale Unterschiede ergeben sollten. Weiter bemerkt HERTWIG: „Für die hier von mir vertretene Aequipotenz der beiden Blastomeren spricht die von HERLITZKA beobachtete, von ENDERS allerdings bestrittene Erscheinung, dass beide Furchungskugeln sich in ganz derselben Weise furchen, nämlich beide nach Art eines eben befruchteten Eies, auch in den Fällen, in denen die untere Kugel später in der Entwickelung nicht wesentlich über das Morula- und Gastrulationsstadium hinauskommt." HERTWIG misst also in diesem Falle dem nicht einmal vollkommen sichergestellten Furchungsmodus eine ziemlich grosse Bedeutung bei, während er p. 622 bemerkt: „Die Aufgabe des Furchungsprocesses ist vielmehr ausschliesslich die Zerlegung des Eies in kleinere Stücke. Wie dies geschieht, ist für das normale Zustandekommen der Entwickelung von untergeordneter Bedeutung." Ich glaube, es dürften sich bei näherer Untersuchung der zweifellos variablen Durchfurchung doch gewisse Unterschiede zwischen den beiden Hälften ergeben, deren Beurtheilung durch das störende Moment des Eingriffes jedoch einigermaassen erschwert sein wird. Jedenfalls kann darüber vorläufig noch kein abschliessendes Urtheil weder in dem einen noch in dem anderen Sinne abgegeben werden.

Dass die zu beiden Seiten der Medianebene gelegenen Blastomeren äqui-totipotent sind, steht nun einmal fest. Werden sie von einander getrennt, so können sie sich — wie dies auch die

sogenannten physiologischen, von Schultze (1894), Wetzel (1902) u. A. an Amphibien ausgeführten Trennungsversuche sowie die Schüttelversuche Wilson's (1893) am *Amphioxus*-Materiale erweisen — zu vollkommenen Embryonen entwickeln. Somit hat die eine der beiden Furchungsebenen, welche der späteren Medianebene entspricht, noch keine unbedingte fixirte, unveränderliche prospective Bedeutung. Bleiben die beiden durch sie getrennten Blastomeren in ungestörtem Zusammenhange, dann entwickeln sie sich zu einem einheitlichen Organismus. Werden sie aber getrennt, dann beginnt sozusagen das Spiel von neuem, und es können dann zwei secundäre Medianebenen inducirt werden. Theoretisch wäre es keineswegs unmöglich, dass auch noch nach einer zweiten, indifferenten, parallel zur primären Meridianebene erfolgenden Theilung, eventuell nach einer frontalen Theilungsphase noch die vier bezw. acht gesonderten Blastomeren totipotent wären und neben einander vier Embryonen erzeugen könnten.

Ganz anders verhält es sich nun unter normalen Verhältnissen mit der anderen der beiden Kreuzfurchen, die, wie Spemann ganz richtig erkannt hat, nicht einer queren, sondern einer frontalen Ebene entspricht. Diese theilt die erste oder die beiden ersten Furchungszellen nicht in zwei symmetrische gleichwerthige Hälften, sondern in eine grössere, spätere ventrale und eine kleinere, spätere dorsale Blastomere. Darin kommt bereits die Prävalenz der Dorsalseite zum Ausdruck. Die viel erheblichere Leistungen vollbringende, sämmtliche Axenorgane liefernde dorsale Blastomere wird dadurch wenigstens einigermaassen vom Ballast des Dottereinschlusses entlastet, was mit anderen Momenten eine Steigerung ihrer Activität, ihrer Entwickelungspotenz bedeutet. Die weiteren, auf dieser Seite rascher ablaufenden Furchungen, insbesondere die äquatorialen Theilungen setzen die Abfurchung der Hauptmasse des Dotters fort. Dabei machen sich, wie insbesondere v. Ebner (1893) für *Triton* nachgewiesen hat, schon im Achtzellenstadium auch insofern Unterschiede bemerkbar, als auf der einen — höchst wahrscheinlich dorsalen — Seite die beiden oberen Blastomeren weiter gegen den vegetativen Pol sich verschieben, als auf der gegenüberliegenden Seite.

Von dem Augenblicke an, wo die Frontalebene inducirt und die Sonderung der ventralen von den dorsalen Blastomeren durchgeführt ist, giebt es gewissermaassen kein Zurück mehr. Kein Experimentator wird je im Stande sein, diese beiden Blastomeren wieder äquipotent zu machen. Die Abkömmlinge der ventralen Blastomeren werden auch dann, wenn sie sich unter genau denselben äusseren Bedingungen entwickeln und ebenso lebensfrisch sind wie die neben ihnen sich weiter entwickelnden dorsalen Blastomeren, doch niemals Axengebilde erzeugen können, weil sie jenen eben nicht äquipotent sind. Vom Standpunkt der Concrescenztheoretiker wären sie es. Doch wurde dieser Hypothese schon durch morphologische Befunde der Boden entzogen, und die Unmöglichkeit, die einfachsten Versuchsergebnisse ohne Zuhilfenahme von weiteren Annahmen zu erklären, legt ein weiteres Zeugniss davon ab, wie gekünstelt diese Auffassung ist. Dass hingegen die Dorsalseite die Ventralseite ergänzen kann, wird dadurch erklärlich, dass die an die Frontalebene angrenzenden dorsolateralen Urmund- und Wandabschnitte der Gastrula dieselben Entwickelungspotenzen besitzen wie die benachbarten ventrolateralen Abschnitte. Sie können daher insbesondere auch das fehlende peristomale Mesoderm (Angiohämoblastem) liefern.

Correlationen des gegenseitigen Zusammenhanges bestimmen es also, ob die beiden zur Seite der primären Medianebene gelegenen, an sich äqui-totipotenten Blastomeren sich zu einem — oder, von einander getrennt, zu zwei bilateralsymmetrischen Organismen entwickeln — ferner, ob sich die zu beiden Seiten einer inducirten Frontalebene gelegenen, mit gänzlich verschiedenen Entwickelungspotenzen ausgestatteten Blastomeren zur Bildung eines einheitlichen Embryos vereinigen oder, künstlich von einander getrennt, ganz specifische Körperabschnitte erzeugen, wobei nur den dorsalen Blastomeren die Fähigkeit zur relativen Ganzbildung zukommt. — Im Vierzellenstadium ist sozusagen erst die grobe Sonderung des Materials durchgeführt. — Der differenzirende Einfluss gewisser Correlationen tritt aber auch im Blastulastadium noch deutlich zu Tage. Noch zu Beginn der Gastrulation können dem eng umschriebenen, auf der Dorsalseite gelegenen Zellterritorium, welches den Keim

für sämmtliche Axengebilde des Embryos repräsentirt, noch zwei secundäre Medianebenen inducirt, und auf diese Weise Doppelbildungen ausgelöst werden. Eine zweite Frontalebene kann aber in dieser Phase unter keinem Umstande inducirt werden. Partielle Doppelbildungen können auch noch in späteren Entwickelungsstadien erzeugt werden. — Es unterliegt bekanntlich gewissen Schwierigkeiten, den zweifellos bestehenden, differenzirenden Einfluss gewisser Correlationen auf das ebenso sicher bestehende, schon in der verschiedenen Potenz der dorsalen und ventralen Blastomeren deutlich zum Ausdruck kommende specifische, selbständige Differenzirungsvermögen der Zellen richtig abzuschätzen. Das eine steht fest, dass beide zusammen die Entwickelung reguliren.

Wenn wir bedenken, welch' beträchtliche Leistungsfähigkeit die Abkömmlinge des dorsalen Blastomerenpaares sich im Vergleiche zu den ventralen Blastomeren erworben haben, so kann uns die Rückwirkung dieses Verhaltens auf die ersten Entwickelungs- (bezw. Furchungs-)phasen nicht wunder nehmen. Diese Prävalenz der Dorsalseite kommt denn auch bereits im Vierzellenstadium unter normalen Verhältnissen deutlich zum Ausdrucke. Es ist dies ein, wie es scheint, für alle Chordonier — mit Einschluss der Tunicaten und des *Amphioxus* — charakteristisches Verhalten. Bei den Crustaceen ist es auf convergentem Wege zu einer ganz ähnlichen Prävalenz der Dorsalseite gekommen. Bei der Trochophoralarve, den Anneliden, Mollusken und anderen Wirbellosen hat noch das ventrale Blastomerenpaar das Uebergewicht. — Beim *Amphioxus* ist die ventrale Urmundlippe ein einfacher Umschlag des Ektoderms in das Entoderm. Bei den Wirbelthieren betheiligt sich diese Lippe an der Bildung des peristomalen Mesoderms, des Angiohämoblastems. Dieses hat sich einen Boden erobert, der bei den — wahrscheinlich in einer Periode der Phylogenese der Trochophoralarve nicht unähnlichen — Vorfahren der Wirbelthiere von jenen grossen, paarig angeordneten Urmesodermzellen eingenommen wurde. Letztere sind durch das selbständige Auftreten der dorsalen Axengebilde überflüssig und ersetzt worden. Die Versuche, das axiale Mesoderm von den Urmesodermzellen dieser Wirbellosen abzuleiten, sind wohl als gescheitert zu betrachten. Sie haben zu keinem positiven Ergebnisse geführt.

Amphioxus besitzt wahrscheinlich in jenen dorsocaudalen Ausläufern der Mesodermrinnen einen engbegrenzten peristomalen Mesodermkeim. Dieser dürfte wohl eine ganz schmale ventrale Randzone der Mesodermflügel nach vorn apponiren, welche in einer bisher noch nicht völlig sichergestellten Weise die Vena subintestinalis liefert. Ueber die Bildung des übrigen Gefässsystems des *Amphioxus* sind wir leider noch immer im Unklaren.

Das interessanteste Moment in der vorbesprochenen Entwickelungsperiode ist wohl die Anlage der Gefässwandung, die Bildung der Blutzellen und der Beginn des Blutkreislaufes in dem in seinen Hauptzügen fertiggestellten und geschlossenen Gefässsystem. — Darüber wollen wir nun zusammenfassend berichten. Wenn wir uns zunächst nach der Herkunft der epithelialen Gefässwände fragen — die nicht unpassend als Vasothelien bezeichnet werden können — so haben wir vor allem die eine fundamentale Thatsache hervorzuheben, dass die Zellen ausschliesslich mesodermalen Ursprunges sind und von ganz bestimmten Abschnitten des Mesoderms geliefert wurden. Zwei Stätten sind es, eine dorsomediale und eine ventromediale, von denen die Elemente des Gefässsystems auf den beiden Körperseiten in bilateralsymmetrischer Anordnung, sei es mittelbar oder unmittelbar, stammen. Die eine derselben, das dorsale Angioskleroblastem, erstreckt sich durch die ganze Körperlänge und wird von den mediodorsalen, unmittelbar an der Abschnürungsstelle gelegenen Zonen der axialen Mesodermflügel gebildet. Diese Zone ist im segmentirten Gebiete metamer angeordnet und in die Angiosklerotome gegliedert. Im unsegmentirten Körper-(Kopf-)gebiete ist das in der unmittelbaren Fortsetzung der Angiosklerotome gelegene Angioskleroblastem, soweit die Chorda reicht, ebenfalls paarig angeordnet, im prächordalen Gebiete ist es unpaar als scheinbar einheitlicher Complex zwischen die Hirnwand und die dorsale Darmwand eingeschoben. In diesem unsegmentirten Körpergebiet

beginnen sich die dorsalen, der Hirnwand benachbarten Abschnitte der axialen Mesodermflügel zuerst in freie Mesodermzellen aufzulösen. In drei grossen Gruppen sammeln sich die von der dorsalen Mesodermkante abgelösten freien Mesodermzellen in der Nachbarschaft der Augen- und Hörblasen an, und in rascher Folge lösen sich auch die successive sich abschnürenden Angiosklerotome in freie Mesodermzellen auf und verlieren ihre segmentale Anordnung. Die Gesammtheit dieser freien Mesodermzellen repräsentirt das Angioskleroblastem. Dieses verbreitet sich nun vom Orte seines Entstehens aus nach allen Richtungen — gerade so, wie es in viel früheren Entwickelungsstadien in dem betreffenden Körperbereiche die axialen Mesodermflügel gethan haben — gewissermaassen als zweiter Mesodermnachschub. Im unsegmentirten Kopfgebiete schieben sich die freien Mesodermzellen an der Seite des Hirnrohres dorsalwärts, an der Aussenseite der axialen Mesodermflügel ventralwärts vor. Dort, wo die letzteren von den Schlundtaschen durchbrochen werden, gelangen sie an der Oberfläche des axialen Mesoderms der Visceralbögen, an das Entoderm und schieben sich schliesslich zwischen den Seitenplatten (Pericardialsäcken) und der entodermalen Grenzfalte gegen die Medianebene vor. Erst in viel späteren Entwickelungsstadien löst sich in dem myotomlosen, unsegmentirten Kopfmesoderm der axial gelegene Abschnitt in freien Mesodermzellen auf, so dass zur Zeit, wo dies geschieht, sich bereits von den beiden Seiten her freie Mesodermzellen zwischen die dorsale Darmwand und das noch solide axiale Mesoderm eingeschoben haben, die in letzter Linie von der dorsalen Kante der betreffenden Mesodermabschnitte stammen. Im segmentirten Gebiete hingegen liegt die auf eine viel enger begrenzte Zone des Mesodermquerschnittes beschränkte Ursprungsstätte der freiem Mesodermzellen — d a s A n g i o s k l e r o t o m — schon von vornherein mehr axial. Von diesem Centrum aus breiten sich die freien Mesodermzellen nach fünf Richtungen aus: 1) dorsalwärts, zwischen den Myotomen und dem Neuralrohr empor, an dessen Dorsalseite die beiderseitigen Zellcomplexe sich vereinigen; 2) nach innen zu, zwischen der Chorda und Hypochorda einerseits, der dorsalen Darmwand andererseits; auch an dieser Stelle findet eine Vereinigung der beiderseitigen Zellcomplexe bezw. der zunächst aus ihnen hervorgehenden Aortenanlagen statt; 3) nach aussen, wobei die Zellen den Spaltraum zwischen den Seitenplatten und den Dorsalsegmenten zum Durchtritt benützen; 4) zwischen der Oberfläche des Entoderms bezw. der Dotterzellenmasse und den Seitenplatten, und endlich 5) in caudaler Richtung, denn wir finden auch im Bereiche von Dorsalmenten, deren Angiosklerotome erst in Bildung begriffen sind und sich noch nicht in freie Mesodermzellen aufgelöst haben, solche Elemente vor, woraus sich ergiebt, dass die Anlage des Angioskleroblastems auch im segmentirten Gebiete keine streng metamere Anordnung zeigt. Für die Gefässbildung sind zunächst besonders die Gruppen 2—5 wichtig, von deren Elementen werden die Aorten, die Cardinalvenen, das die Vornierenanlage umspinnende Venennetz der Cardinalis posterior, endlich der unter der Splanchnopleura gelegene Vornierenglomerulus und weiter caudal die Anastomosen zwischen der Aorta und dem Dottervenennetz, sowie sicherlich auch ein dorsolateraler Abschnitt des letzteren und die Anastomosen zwischen der Aorta caudalis und der Vena subintestinalis des Schwanzes gebildet. — Die Gesammtheit der Elemente des Angioskleroblastems liefert jedoch nur zu einem ganz geringen Theile Gefässwände, der weitaus grösste Theil wird in den späteren Entwickelungsstadien zur Bildung der Stützorgane, vor allem des Skeletsystems verbraucht. Demgemäss sehen wir denn auch im unsegmentirten Kopfgebiete, woselbst das Skelet besonders reichlich producirt wird, in der Nachbarschaft des Gehirnes, der Augen- und Hörblasen die ersten Gruppen freier Mesodermzellen auftreten und sich ansammeln. Von hier aus schiebt sich das Blastem eine Strecke weit auch oberflächlich in das segmentirte Gebiet an der Aussenseite der vorderen, der Rückbildung verfallenden Dorsalsegmente vor. Es wird noch später darauf hinzuweisen sein, dass auch die Reihenfolge, in denen die Skeletelemente im Vorderkopfe auftreten, annähernd der Anlage und Ausbreitung der freien Mesodermzellen entspricht. — Die Erwägung, dass die A b k ö m m l i n g e d e s A n g i o s k l e r o b l a s t e m s zeitlich früher, wenn auch nicht der Hauptsache nach, die Gefässwände bestimmter Körperabschnitte bilden, war für mich bestimmend, den bisher gebräuchlichen

Ausdruck Sklerotome etwas zu ergänzen. Der ganze, von der dorsalen Wand der axialen Mesodermflügel stammende, den ganzen Körper durchziehende Complex freier Mesodermzellen kann demnach als Angioskleroblastem zusammengefasst werden. Dieser Complex bleibt auch in der weiteren Entwickelung im unsegmentirten Kopfgebiete rein und selbständig erhalten. Im segmentirten sowie im Seitenplattengebiete lösen sich späterhin auch von der Cölomwand sowie von der Cutisplatte der Dorsalsegmente freie Mesodermzellen ab, die das sogenannte viscerale oder parietale und das dermale Bindegewebe bilden. Diese Elemente vermischen sich nun mit den Elementen des Angioskleroblastems, welches auch als axiales Bindegewebe bezeichnet wurde (Rabl). Dann lässt es sich keineswegs ausschliessen, dass auch andere Elemente sich an der Bildung des Gefässsystems betheiligen. Sehr wahrscheinlich ist dies nicht der Fall, möglich ist es aber. Das eine können wir aber mit Sicherheit behaupten, dass bis zum Stadium 38, in welchem die Hauptzüge des Gefässsystems bereits angelegt sind, die Seiten- und Cutisplatte aber noch keine freien Mesodermzellen abgegeben haben, die dorsalen Abschnitte des Gefässsystems ausschliesslich von den Elementen des Angioskleroblastems aufgebaut sind.

Fast gleichzeitig mit dem Angioskleroblastem tritt die ventrale Ursprungsstätte freier Mesodermzellen, das Angiohämoblastem, in Thätigkeit und differenzirt sich, der Längenentwickelung des Embryos entsprechend, in craniocaudaler Richtung. Das Angiohämoblastem unterscheidet sich vom Angioskleroblastem vor allem dadurch, dass es peristomalen Ursprunges ist. Der Mesodermkeim, der es bildet, ist in den seitlichen und ventralen (dorsolateralen und ventrolateralen) Urmundrand eingelagert und bildet bei den Wirbelthieren einen integrirenden und charakteristischen Bestandtheil desselben. Demgemäss reicht das peristomale Mesoderm nur so weit nach vorn, wie das Appositionsgebiet der hinteren Abschnitte des axialen Keimbezirkes. Es fehlt jenem vorderen Abschnitte des Mesoderms, welcher von der cranialen Wachsthumszone nach beiden Seiten hin apponirt wird. — Beiderseits geht die Ursprungsstätte des Angioskleroblastems — als des zuletzt sich abschnürenden Abschnittes des axialen Mesoderms — am dorsolateralen Urmundrande unmittelbar in den peristomalen Mesodermkeim über. Auch im Schwanzgebiete wird ein schmaler ventraler Randstreifen von jenen zipfelförmigen peristomalen Ausläufern der scheinbar einheitlichen Mesodermursprungszone beim fortschreitenden Längenwachsthume des Embryos nach vorn apponirt. Die bei der transversalen Ausbreitung des Mesoderms sich allmählich der Medianebene nähernden und daselbst verschmelzenden, bilateralsymmetrisch angeordneten ventralen Randstreifen der Mesodermflügel bilden mit dem unpaaren ventromedianen peristomalen Mesoderm einen vollkommen einheitlichen Complex, der in seiner Gesammtheit das Angiohämoblastem repräsentirt. Die vordersten, unmittelbar an die Pericardialsäcke angrenzenden, sowie die dem Schwanze angehörigen Abschnitte des letzteren lösen sich vollständig in freie Mesodermzellen auf. Die ersteren bilden den grössten Theil des Endocardiums und der Venenschenkel, die letzteren die Vena subintestinalis des Schwanzes und deren seitliche Anastomosen mit der Aorta caudalis. In der grossen, dazwischen gelegenen Strecke erfolgt die Differenzirung des Angiohämoblastems in zweifacher Weise: centrale Zellen des soliden Zellstranges gestalten sich zu Blutzellen, periphere Elemente platten sich zu Gefässzellen ab. Von den letzteren lösen sich fortwährend frei werdende Mesodermzellen ab und schieben sich seitwärts zwischen den Seitenplatten und der Dotterzellenmasse empor, woselbst sie mit den Abkömmlingen des Angioskleroblastems zusammentreffen und gemeinsam mit ihnen dorsolaterale Abschnitte des Dottervenennetzes bilden. Während sich diese Zellen unter den Seitenplatten seitwärts vorschieben, wird das Angiohämoblastem von den sich medialwärts ausbreitenden und daselbst sich vereinigenden Seitenplatten (Cölomwänden) überlagert. Die innigen, nachbarlichen Beziehungen dieser beiden Mesodermabschnitte erschweren aber eine genauere, mit wünschenswerther Sicherheit durchführbare Abgrenzung derselben.

So wie die Ursprungsstätte des Angiohämoblastems, des peristomalen Mesoderms am dorsolateralen Urmundrande unmittelbar in den axialen Mesodermkeim bezw. den zuletzt sich ablösenden Abschnitt desselben, das Angioskleroblastem, übergeht, so erfolgt auch in der seitlichen Körperwand sozusagen auf der ganzen Linie

eine Vereinigung der von den beiden Stätten abstammenden freien Mesodermzellen. Vorn im Bereiche der entodermalen Grenzfalte wird der Anfang hierzu gemacht. Die durch den Mandibularbogen vom Vorderkopfe her vorgedrungenen Abkömmlinge der vordersten Zellgruppe des Angioskleroblastems vereinigen sich mit den vordersten Elementen des Angiohämoblastems zur Bildung des Endocardiums. An der dorsolateralen Oberfläche der Dotterzellenmasse treffen ventralwärts sich verschiebende Zellen des Angioskleroblastems mit den äussersten, dorsalwärts vorgeschobenen Elementen des Angiohämoblastems zusammen und bilden gemeinschaftlich mit ihnen die an die Dotterarterien sich anschliessenden Elemente des Dottergefässnetzes. Im Schwanzgebiete bauen ebenfalls Abkömmlinge des Angiosklero- und des Angiohämoblastems die seitlichen Anastomosen der Aorta mit der Vena subintestinalis des Schwanzes auf.

Dem Angiohämoblastem kommt ebenfalls wie dem Angioskleroblastem eine vollkommen selbständige Stellung im Systeme des Mesoderms zu. Das Angioskleroblastem verhält sich zum Myotom des Dorsalsegmentes ebenso wie das Angiohämoblastem zur Seitenplatte bezw. zur Cölomwand. Alle diese Abschnitte sind Transversalsegmente der Mesodermflügel. Das Angiohämoblastem kann schon deshalb nicht als ein Abschnitt der Seitenplatten bezeichnet werden — obgleich es sich nicht so frühzeitig und auch nicht so markant von diesen abgrenzen lässt, wie das Angiosklerotom von den benachbarten Abschnitten der Dorsalsegmente — weil es peristomalen Ursprunges ist, während die Seitenplatten einen Theil des axialen Mesoderms repräsentiren. Das axiale Mesoderm wird zugleich mit dem ventralen peristomalen Randstreifen der Mesodermflügel und im unmittelbaren Zusammenhang mit diesem nach vorn apponirt.

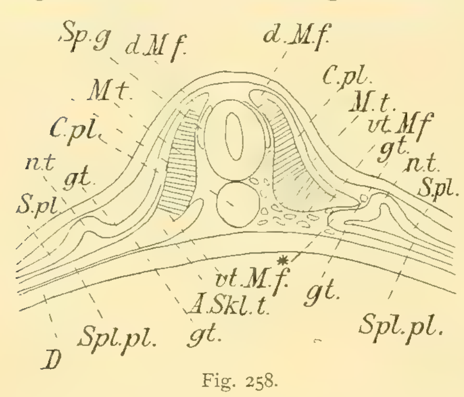


Fig. 258.

Es kann auch bei *Ceratodus* nicht ausgeschlossen werden, dass von den dorsalen Kanten der Seitenplatten sich freie Mesodermzellen ablösen und dem Angioskleroblastem angliedern. Diese Erscheinung überrascht uns keineswegs, denn die Angiosklerotomzone befindet sich, wie nebenstehendes Schema Fig. 258 zeigt, in der unmittelbaren Nachbarschaft der Abschnürungsstelle der Seitenplatten, an der ventralen Grenze der Dorsalsegmente. Es ist dies, wie bereits erwähnt, derjenige Abschnitt der axialen Mesodermflügel, welcher auch dem Entoderm — möglicher Weise auch dem Chordablastem — am nächsten gelegen ist. — Es wäre also sehr wohl möglich, dass ein Theil der freie Mesodermzellen bildenden (Angioklerotom-)Zone bei der Abschnürung der Seitenplatten den letzteren bezw. ihrer dorsalen Kante verbleibt und eventuell etwas verspätet Elemente an das Angioskleroblastem abgiebt.

Eine scharfe Grenze kann zwischen den Abkömmlingen des dorsalen Angiokleroblastems und des ventralen Angiohämoblastems nicht gezogen werden. Die gewählten Bezeichnungen sollen auch nur die hauptsächlichen Leistungen der beiden Mesodermabschnitte zum Ausdruck bringen. Damit ist aber deren so mannigfaltige Differenzirungspotenz noch keineswegs erschöpft. Abkömmlinge des Angiohämoblastems vermögen im Bereiche des Endocardiums bei der Bildung der Klappenapparate, indem sie aus der durch ihren Zusammenschluss entstandenen Zellschichte als Tochterzellen austreten, wieder ihre ursprüngliche indifferente Form anzunehmen und alle möglichen Arten von Stützsubstanzen zu erzeugen (fibrilläres, elastisches, collagenes Bindegewebe, vesiculöses Stützgewebe, Knorpel- und Knochengewebe). Andererseits vermögen wieder — wie dies von Maximow u. A. für Amniotenembryonen gezeigt wurde — die von Abkömmlingen des Angiokleroblastems aufgebauten Gefässwandabschnitte Blutzellen zu bilden. Möglicher Weise hat bei den Teleostiern ein centraler Abschnitt des Angioskleroblastems die Rolle der Blutbildung übernommen. — Im Allgemeinen, der Hauptsache nach, zur Bezeichnung typischer, allgemein verbreiteter Verhältnisse dürften aber die gewählten Bezeichnungen ihre Berechtigung haben.

Für die Anlage der Gefässwände bietet die Entstehung des Endocardiums ein ganz typisches Beispiel dar: Die von der caudalen und cranialen Seite her in den Faltenraum der entodermalen Grenzfalte vorgedrungenen, locker an einander gefügten, spindelförmig oder eiförmig gestalteten freien Mesodermzellen schliessen sich zunächst zu einzelnen Gruppen zusammen, platten sich ab und gewinnen unter Erweiterung der intercellulären Spalträume eine bläschen- und rinnenförmige Anordnung. Die so entstandenen Gebilde vereinigen sich, indem die Zwischenwände dehiscent werden, zu einem Netzwerke, welches nur gegen die Splanchnopleura und das Entoderm hin eine continuirliche Begrenzung aufweist. Allmählich verschwinden die das centrale Lumen durchziehenden Zellstränge und -brücken, und es entsteht durch Confluenz der ursprünglichen interstitiellen Lücken die Herzhöhle. — Im Wesentlichen derselbe Vorgang spielt sich auch — ganz unabhängig von der Entstehung des Endocardiums — an den übrigen „peripheren" Abschnitten des Gefässsystems ab, nur mit dem einen Unterschiede, dass die einzelnen mit einander in Verbindung tretenden röhren- und rinnenförmig angeordneten Zellgruppen hinter einander, in der Längsrichtung des betreffenden Gefässes angeordnet sind. So wie die Herzhöhle durch die Confluenz einzelner, von freien Mesodermzellen umwandeter und durchzogener Hohlräume entsteht, so wird auch das Lumen der grossen Gefässe erst allmählich einheitlich. In der Concavität der entodermalen Grenzfalte und an der seitlichen Oberfläche der Dotterzellenmasse werden fast alle dorthin gelangten freien Mesodermzellen zur Bildung von Gefässwandungen aufgebraucht. Im übrigen Körper, in den axialen Regionen sowie z. B. auch im Bereiche der Visceralbögen sind es nur die in bestimmten, durch Auslese gezüchteten und bis zu einem gewissen Grade auch variirenden Bahnen gelegenen freien Mesodermzellen, die sich zur Bildung der Gefässwandung vereinigen. Ihre Nachbarn differenziren sich wieder in ganz anderer Weise. So können wir es keineswegs ausschliessen, dass sich nicht Abkömmlinge einer und derselben freien Mesodermmutterzelle bei ihrer weiteren Vermehrung und Ausbreitung je nach dem Orte ihrer definitiven Lagerung zu verästelten Bindewebszellen, glatten Muskelfasern, Vasothelien benachbarter arterieller, venöser und Lymphgefässe, zu Knorpel- oder Knochenzellen differenziren; zeigt es sich doch auch z. B. bei Ausgestaltung des Klappenapparates des Herzens, wie mannigfach unter dem Einfluss gewisser Correlationen sowie der functionellen Anpassung sich die Differenzirungsfähigkeit der freien Mesodermzellen und ihrer Abkömmlinge äussern kann. So bestimmt also allenthalben, sowohl im Bereiche des Angiohämo- wie des Angioskleroblastems die correlative Wechselwirkung die Differenzirung der freien Mesodermzellen. Vor allem ist aber in der angezogenen Frage die eine Thatsache bemerkenswerth, dass sich die Bildung der einzelnen Gefässstrecken unabhängig von den nachbarlichen Gefässen vollzieht. Die Hauptgefässstämme treten wie mit einem Schlage auf der ganzen Linie auf. So sind die ersten Anlagen der Aorten bereits zu einer Zeit angelegt, in denen noch kein Arterienbogen die Verbindung mit dem Herzen vermittelt. Auch nicht Spuren eines solchen sind vorhanden. Das System der Cardinalvenen tritt zu einer Zeit auf, in welcher die Seitenplatten an der späteren Durchtrittstelle des Ductus Cuvieri noch nicht dehiscent geworden sind. Zu dieser Zeit wimmelt es geradezu in der Vornierengegend von freien Mesodermzellen, die wohl alle bei der Bildung des die Vornierencanälchen umspinnenden Netzwerkes aufgebraucht werden. Dasselbe ist in dieser Region unter der Splanchnopleura der Fall (Bildung des Vornierenglomerulus). — In späteren Entwickelungsstadien, bei der Bildung kleinerer Gefässe, ja auch beim weiteren Ausbau der Aorta z. B. kommt es vor, dass sich freie Gefässzellen an bereits bestehende Gefässwände anschliessen und Material zur Verästelung oder Verlängerung derselben liefern. Auch Sprossung, d. h. selbständiges Längenwachsthum der Gefässwände durch Proliferation ihrer terminalen Zellen, lässt sich ganz unzweifelhaft beobachten. Aber die zuerst entstehenden dorsalen, ventralen und seitlichen Hauptstämme des Gefässsystems entstehen vollkommen selbständig und unabhängig von einander — ganz gewiss nicht etwa durch Sprossung vom Herzen aus. Das Endocardium selbst entsteht ebenso wie die dorsolateralen Dottergefässe und die caudalen Anastomosen zwischen der Aorta caudalis und der Vena subintestinalis des Schwanzes in einem Gebiete, wo Abkömmlinge des Angiohämo- und Angioskleroblastems zusammengetroffen

sind. Es entsteht gewissermaassen an einem todten Punkte jener Zellwanderung, die an die Ausbreitung der primären Mesodermflügel erinnert und das Material für die Bildung der Gefässe und der Stützsubstanzen im ganzen Körper vertheilt. Nicht die bereits angelegten Gefässe, sondern das noch indifferente, zur Gefässbildung und anderen Leistungen bestimmte bezw. zu denselben befähigte Zellmaterial breitet sich aus — und zwar das Angioskleroblastem von einer axialen Zone aus und nicht ventridorsalwärts. Das Endocardium nimmt also, um dies noch einmal zu betonen, bei seiner ersten Anlage im Vergleich zum übrigen Gefässsystem gar keine Sonderstellung ein. Es liegt sozusagen in einer Linie mit den dorsolateralen Abschnitten des Dottergefässnetzes und den seitlichen Anastomosen zwischen der Aorta caudalis und der Vena subintestinalis des Schwanzes. — Es kann also gar keine Rede davon sein, dass das periphere Gefässsystem durch Sprossung vom Herzen aus entsteht. Um diese auf ganz irrigen Vorstellungen von der Genese des Endocardiums aufgebaute Hypothese ad absurdum zu führen, genügt es, auf die selbständige Entstehung der Aorten oder der vordersten Abschnitte des Cardinalvenensystems (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 2) hinzuweisen. Wie können diese Gefässabschnitte vom Herzen aus entstanden sein, wenn in den zwischenliegenden Regionen auch nicht die Spur einer Gefässbildung nachweisbar ist?

Die bei *Ceratodus* erhobenen Befunde lassen also jene scharfe Trennung, die Rabl (1897) und His (1900) zwischen dem Bindegewebs- und Gefässkeim machen, nicht gerechtfertigt erscheinen. Diese Hypothese bildet gewissermaassen das Gegengewicht zur Parablasttheorie, nach welcher nicht nur sämmtliche Gefässe, sondern auch die Keime für die gesammten bindegewebigen Formationen und die Stützsubstanzen des Embryos vom Dotter, bezw. vom Fruchthofe her eingewandert sein sollen. Die zuerst von Rabl vertretene Auffassung war eine notwendige Consequenz der Erkenntniss, dass die bindegewebigen Elemente des Embryos von den Sklerotomen, Cutis- und Seitenplatten stammen (axiales, dermales, viscerales Bindegewebe). Sie fusst jedoch zugleich auf der Annahme, dass das Endocardium von der Splanchnopleura oder gar vom Entoderm geliefert werde. Von dieser scheinbar unpaaren und eigenartigen Ursprungsstätte aus sollte dann nach dem Dogma „Endothel aus Endothel" das gesammte Gefässsystem hervorgehen. — Es hat sich also vielmehr gezeigt, dass es, abgesehen von dem erst später auftretenden dermalen und parietalen Bindegewebe, keine besonderen Bindegewebs- und Gefässkeime giebt. Die Erkenntniss, dass die Anlage der Gefässe und der Stützsubstanzen in frühen Entwickelungsstadien, vor der Differenzirung der Cutis- und Seitenplatten sich auf diese beiden streng localisirten Ursprungstätten freier Mesodermzellen, auf ganz bestimmte Abschnitte des Mesoderms zurückführen lässt, bestimmt auch unsere Stellungnahme zur Mesenchymtheorie. Nach der Definition, mit der die Gebrüder Hertwig diesen Ausdruck einführten, werden als Zwischenblatt oder Mesenchym alle Zellen zusammengefasst, die sich aus dem epithelialen Verbande der drei Keimblätter gelöst haben, frei in die Reste des Blastocöls eingedrungen und zu den epithelial angeordneten Keimblättern in einen scharf ausgeprägten histologischen Gegensatz getreten sind. Dabei ist es zunächst ganz gleichgültig, von welcher Stelle desselben sich die Mesenchymkeime abgelöst haben. Alle frei gewordenen Zellen werden in ihrer Gesammtheit den drei primären Keimblättern gegenübergestellt. So bemerkt O. Hertwig in seinem Lehrbuche (1902) p. 245: „Der Mesenchymkeim dagegen umfasst Zellen, die aus dem epithelialen Verbande der Keimblätter, insbesondere des mittleren einzeln ausgeschieden sind und, indem sie sich in das Lückensystem zwischen den epithelialen Grenzblättern ausbreiten, die Grundlage für Bindesubstanz und Blut (?) abgeben." Diese Definition lässt sich auf das Angiosklero- und Angiohämoblastem, d. h. die Gesammtheit der von der dorsalen und ventralen Ursprungsstätte stammenden freien Mesodermzellen deshalb nicht anwenden, weil sie die eine Thatsache zu wenig berücksichtigt, dass dieser Zellcomplex — zu einer Zeit, wo die Cutis- und Seitenplatten noch rein epithelial gebaut sind — von ganz genau localisirbaren Stellen des Mesoderms aus producirt wird. Sie sind gemäss ihrer Bedeutung für den Organismus sehr frühzeitig auftretende, zu ganz bestimmten, für sie specifischen Leistungen befähigte

Derivate des Mesoderms, die sich unter dem Einflusse gewisser Correlationen zu den betreffenden Organanlagen entfalten. Die Complexe der freien Mesodermzellen sind ebenso genau localisirbare Derivate bestimmter Transversalabschnitte der Mesodermflügel, wie z. B. die Myotome, oder deren ventrale Fortsätze, die sich bei ihrem weiteren Verwachsen — wenigstens bei *Ceratodus* — nur dadurch von den sich ebenfalls verschiebenden freien Mesodermzellen unterscheiden, dass ihre Elemente bis zu ihrer Differenzirung in einem innigen — lange Zeit hindurch epithelialen — Verbande bleiben. — Die freien Mesodermzellen, welche die Hauptanlagen des Gefäss- und Skeletsystems liefern, sowie die Blutzellen sind also nicht da und dort einzeln aus einem Keimblatt ausgetreten, sondern zu diesen Leistungen befähigte Derivate, Differenzirungsproducte ganz bestimmter Mesodermabschnitte. Dieser Thatsache trägt also die Definition Mesenchym zu wenig Rechnung. Würde dieser Terminus über die Herkunft dieser Zellen nichts besagen, sondern lediglich die lockere und freie Anordnung der betreffenden Elemente, also einen histologischen Begriff ausdrücken, dann könnte man ihn ohne Bedenken anwenden. Dann dürfen aber nicht die Bindesubstanzen, die Gefässanlagen und das Blut als „Organe des Mesenchyms“ zusammengefasst und behandelt werden. — Dies vor allem deshalb nicht, weil auch andere ganz heterogene Organanlagen vorübergehend eine exquisit mesenchymatöse Anordnung gewinnen können, so dass es dann geradezu unmöglich werden kann, sie vom Angioskleroblastem z. B. zu sondern. Es wurde bereits oben darauf hingewiesen, dass die Ganglienanlagen sowohl im segmentirten wie im unsegmentirten Körpergebiete bei ihrem ersten Auftreten keineswegs eine epitheliale Anordnung, nicht einmal allenthalben einen innigen Verband ihrer Elemente aufweisen, so dass man bei ihrer weiteren Ausbreitung grosse Mühe hat, sie von den sich ihnen entgegenschiebenden freien Mesodermzellen abzugrenzen. Dass dies nicht nur bei *Ceratodus*, sondern auch bei anderen Formen der Fall ist, beweisen die zahlreichen, an sich sehr begreiflichen Irrthümer, die durch diese Aehnlichkeit in der Gestalt und Anordnung der Zellen hervorgerufen worden sind. Wie wäre es sonst erklärlich, dass die einen die Bindesubstanzen des Vorderkopfes zugleich mit den Ganglienanlagen vom Ektoderm, die anderen die Ganglienanlagen und die Bindesubstanzen sich von einheitlich angelegten, lateralen, mesodermalen Kopfsegmenten differenziren lassen? Ich verweise darauf, dass z. B. bei den Anuren die bei *Ceratodus* so scharf gegen die Umgebung begrenzten axialen Mesodermstränge der Visceralbögen, sowie die ventralen Myotomfortsätze durch eine vorübergehende Auflockerung ihrer Elemente ihre Abgrenzung gegen die nachbarlichen freien Mesodermzellen verlieren können — ferner auf das geradezu frappirende Verhalten des Nachnierenblastems. — Alle diese und andere Formationen können bei gewissen Species eine mesenchymatöse Beschaffenheit annehmen und hätten dann ebensoviel Anrecht darauf, als Organe des Mesenchyms zu gelten, wie das Angioskleroblastem. Sie gehören aber ganz verschiedenen Keimblättern an und differenziren sich zu vollkommen heterogenen Organanlagen. So berücksichtigt also der Ausdruck „Mesenchym“ nicht die Individualität und die Herkunft der vorübergehend oder dauernd in lockerer Fügung angeordneten Organanlagen, sondern lediglich deren räumlichen Zusammenhang. Mesenchym ist daher ein histologischer, aber kein spezifisch embryologischer Begriff.

Die Thatsache, dass die freien Mesodermzellen je nach ihrer Lagerung befähigt sind, alle möglichen Formen des Bindegewebes, Gefässwände und Blutzellen zu liefern, lässt uns die scharfe Sonderung ablehnen, die Rabl in seinen Principien der „Histologie“ (1889) zwischen dem Bindegewebe und den Gefässendothelien mit Rücksicht auf ihre epitheliale Natur macht. „Wenn auch ihre (d. h. der Endothelien) Abstammung noch keineswegs sichergestellt ist und es noch immer zweifelhaft ist, ob sie dem Entoderm oder der visceralen Seitenplatte des Mesoderms den Ursprung verdanken, so tragen sie doch während der ganzen Entwickelung ihren epithelialen Charakter so deutlich zur Schau und documentiren sich immer als etwas vom Bindegewebe so Verschiedenes, dass wir über ihre wahre Natur nicht im Zweifel sein können“ (p. 55). Ueber die epitheliale Natur der Blutzellen bemerkt Rabl dann weiterhin Folgendes: „Aus den vor einem Jahre von mir mitgetheilten Beobachtungen geht hervor, dass das Blut entwickelungsgeschichtlich mit den Bindesubstanzen nicht das Geringste

zu thun hat.“ — „Die Beobachtungen über die erste Blutbildung beim Hühnchen deuten nun mit grosser Wahrscheinlichkeit darauf hin, dass wir es hier mit frei gewordenen Epithelien zu thun haben“ (p. 55). — Es hat sich vielmehr gezeigt, dass die Blutzellen, die Endothelien der Gefässwände und die verschiedenen Formen der Bindegewebszellen zu einander im Verhältniss der Geschwister- und Vetternschaft stehen. Endothelien differenziren sich unmittelbar neben allen möglichen Formen der Bindesubstanzen aus Elementen, die von derselben indifferenten freien Mesodermmutterzelle stammen. Endothelien können aber auch wieder ihre ursprüngliche, indifferente Beschaffenheit freier Mesodermzellen annehmen, sie können sich entweder zu den verschiedenen Formen der Binde- und Stützsubstanzen oder auch zu Blutzellen differenziren. Solche Blutzellen sind aber nicht frei gewordene Epithelien, sondern Abkömmlinge indifferent gewordener, in freie, zu neuen Leistungen befähigte Mesodermzellen zurückverwandelter Vasothelien. Es sind schwimmende freie Mesodermzellen oder, wie ZIEGLER (1902) in Einschränkung des Mesenchymbegriffes sich ausdrückte, „schwimmende Mesenchymzellen“. In Anbetracht dieser so mannigfaltigen Differenzirungsfähigkeit der freien Mesodermzellen würde es uns wohl nicht überraschen, wenn sich die Angabe GOETTE's (1875), dass embryonale Blutzellen durch den Blutstrom in das in die Gefässbahn sich öffnende, interstitielle Lückenwerk getragen werden und sich daselbst am Aufbau gewisser bindegewebiger Formationen und der Gefässwand betheiligen sollten, bestätigen würde, was mir jedoch weder für *Bombinator* noch für *Ceratodus* gelang.

Wenn RABL also behauptet, dass die Endothelien der Gefässe Epithelien im strengsten Sinne des Wortes sind und dies in der oben angegebenen Weise mit Rücksicht auf ihr Verhalten „während der ganzen Entwickelung“ zu erweisen versucht, so muss uns dies doch einigermaassen gewagt erscheinen. Bis zu dem Augenblick, wo sich die in einer bestimmten Gefässbahn gelegenen freien Mesodermzellen abplatten und unter Bildung von Rinnen und Röhren mit einander inniger verbinden, können wir diese Zellen überhaupt nicht als zukünftige Gefässzellen erkennen. Es ist vielmehr anzunehmen, dass sich ebendieselben Zellen, wenn sie an einem anderen Orte liegen würden, gerade so gut zu Knorpelzellen oder glatten Muskelfasern differenziren können. — Und selbst dann, wenn also wirklich das Dogma „Endothel aus Endothel“ je bewiesen werden könnte, wenn wir alle Gefässzellen auf die Herzanlage zurückführen könnten, was wäre damit für die obige Auffassung gewonnen? Vom Entodermepithel oder vom Seitenplattenepithel wird sie niemand ableiten können, auch RABL nicht. Sie sind nun einmal nicht autochthon entstanden. Welche Anhaltspunkte haben wir nun dafür, dass das peristomale Mesoderm, von welchem das Endocardium zum allergrössten Theile abstammt, jemals in epithelialer Anordnung angelegt wurde? Wir können doch wohl nur das eine mit Bestimmtheit sagen, dass der peristomale, in der Ontogenese nicht in epithelialer Anordnung auftretende Mesodermkeim durch eine circumscripte Proliferation der Epithelzellen des Urmundrandes entstanden ist. So müssen wir also die Vasothelien — gleichviel ob sie vom Angiohämoblastem oder vom Angioskleroblastem gebildet werden — unter allen Umständen durch den nicht epithelialen Zustand indifferenter freier Mesodermzellen hindurchführen, die aber auch noch zu ganz anderen Leistungen befähigt sind. Darin besteht ein principieller Unterschied mit dem mesenchymatösen Blastem der Nachniere, welches thatsächlich nur eine vorübergehende Veränderung der Gestalt und Anordnung echter Epithelzellen darbietet. Es können also die Vasothelien keineswegs rein durch die ganze Entwickelung auf ursprüngliche Epithelien zurückgeführt werden. Sie sind vielmehr in einer bestimmten Richtung differenzirte freie Mesodermzellen, die zu den Bindegewebszellen in einem innigen nachbarlichen und verwandtschaftlichen Verhältnisse stehen. Mit demselben Rechte könnte man auch die unter Umständen ovoid gestalteten bipolaren freien Mesodermzellen durch die vermittelnde Zwischenstufe der Epithelien auf die Eizelle zurückführen. Es liegt mir indess vollkommen fern, dies auch auszuführen, denn damit wäre ja doch recht wenig gewonnen. Diese Entwickelungsvorgänge lassen sich nun einmal nicht in eine Schablone zwängen. Wir können nur dadurch einigermaassen das complicirte System des Mesenchyms qualificiren, dass wir die mitunter ganz heterogenen Elemente,

aus denen es besteht, auf ihren Ursprung zurückführen und gegen einander abzugrenzen versuchen. Solange die Cutis- und die Seitenplatten sich noch nicht als Bindegewebsepithelien differenziren — um einen sehr treffenden Ausdruck RABL's zu gebrauchen — wird uns diese Aufgabe nicht allzu schwer. Sobald aber diese Stätten in Action treten, kann von einer thatsächlichen und genauen Abgrenzung des Angiohämoblastems, des Angioskleroblastems sowie der parietalen und dermalen freien Mesodermzellen keine Rede mehr sein. Damit müssen wir uns abfinden. —

Betrachten wir die Anlage und den Ausbau des Gefässsystems von allgemeineren Gesichtspunkten aus, die in ihren wesentlichen Zügen schon von GOETTE (1875) festgelegt wurden, so erscheinen uns diese Vorgänge als ein markantes Zeichen eines bedeutsamen Fortschrittes in der Ausgestaltung des Organismus, gleichsam als eine durch die Vermehrung des Heerkörpers bedingte Complication der Intendanz. In jungen Entwickelungsstadien, solange der Keim noch aus drei Keimblättern besteht, deren Elemente voll mit Nahrungsmaterial (Dotterplättchen) beladen sind, und verhältnissmässig (abgesehen von der Dotterzellenmasse) dünnwandig ist, vermittelt die ihn an seiner äusseren und inneren Oberfläche umspülende eiweisshaltige Flüssigkeit den Gasaustausch der primären Keimblätter. Zwischen den letzteren breiten sich enge, von derselben Flüssigkeit erfüllte Spalträume aus, Reste des Blastocöls. Zu diesen Keimblättern gesellt sich nun eine ganz specifische, von bestimmten Abschnitten des Mesoderms gelieferte Mesodermformation, der Complex der freien Mesodermzellen, die, indem sie sich zwischen den primären Keimblättern ausbreiten, dieselben von einander abheben. Ihre Ausbreitung wird ihnen an gewissen Stellen dadurch erleichtert, dass sich die primären Keimblätter zu falten- oder blasenförmigen Bildungen erheben, was eine Vergrösserung der interstitiellen Spalten zur Folge hat. Dies ist in der Umgebung der Augen- und Hörbläschen der Fall, und so sehen wir denn diese Spalträume von den zu gleicher Zeit in dieser Region auftretenden freien Mesodermzellen alsbald ausgefüllt. Dem Fortgang der Längenentwickelung entsprechend, greift auch die Bildung der freien Mesodermzellen immer weiter caudalwärts vor. Durch die beständige Vermehrung und weitere Ausbreitung dieser Elemente werden die primären Keimblätter und ihre Derivate immer mehr auseinandergedrängt und von ihnen umgeben. Gleichzeitig wird aber auch die interstitielle Flüssigkeit vermehrt. Das in regem, intussusceptionellen Flächenwachsthum begriffene Ektoderm bietet ebenfalls zunächst im Vorderkopfgebiete den freien Mesodermzellen Raum für ihre Entfaltung. Allmählich nehmen die zuerst spindelförmig gestalteten Zellen eine verästelte Gestalt an, wobei sie durch Fortsätze mit einander im Zusammenhange (Berührung) bleiben. Sind die interstitiellen Spalträume ausgedehnter, dann bilden sie ein zierliches Gerüst zwischen den Keimblättern und deren Derivaten, welches einen primitiven interstitiellen Stützapparat darstellt. Die hauptsächliche Bedeutung dieses Zellengerüstes besteht wohl darin, zwischen den einzelnen Organanlagen einen Raum auszusparen, welcher der eiweisshaltigen, interstitiellen Flüssigkeit, die vor allem den Gasaustausch zu besorgen hat, reichere Ansammlung und leichteren Zutritt zu den Organanlagen gestattet. Möglicher Weise ist diese Flüssigkeit auch schon in den bisher beschriebenen Stadien für die Vertheilung der von den Dotterzellen verarbeiteten Nahrungsstoffe von Bedeutung. Auch vor Beginn der Circulation dürfte die interstitielle Flüssigkeit durch Eigenbewegungen des Thieres in Bewegung gesetzt werden. — Beim weiteren Fortschritte der Organisation und der Vergrösserung des Embryos genügt nun diese primitive Art des Stoffwechsels nicht mehr. Es muss für eine regelmässige und ausgiebige Bewegung der interstitiellen Flüssigkeit gesorgt werden. In dem ausgedehnten interstitiellen Lückenwerke wird ein eigenes Canalsystem geschaffen, welches einer regelmässigen Durchspülung zu dienen hat. In gewissen Bahnen platten sich die in das interstitielle Gerüst eingefügten freien Mesodermzellen ab, gewinnen dadurch grössere Berührungsflächen und vereinigen sich schliesslich zu rinnen- und röhrenförmigen Gebilden, die sich ganz allmählich gegen das umgebene Interstitium abgrenzen. Dadurch, dass ein centraler in der Concavität der sogenannten entodermalen Grenzfalte gelegener Abschnitt des Canalsystems durch die Differenzirung eines ihm aufgelagerten, ihn alsbald

röhrenförmig umschliessenden Seitenplattenabschnittes einen contractilen Mantel erhält, wird der Inhalt desselben, — die interstitielle Flüssigkeit — in regelmässige Bewegung gesetzt. Anfänglich, solange das Kanalsystem nicht geschlossen ist und allenthalben mit den übrigen interstitiellen Spalten communicirt, ist der Widerstand in der Peripherie kein bedeutender, ein kurzer, noch nicht einmal in Fibrillen differenzirter Rohrabschnitt kann ihn bewältigen. Mit dem weiteren Ausbau der bei ihrer ersten Anlage auffallend weiten Gefässstrecken und ihrer weiteren Verzweigung nimmt der Widerstand zu, der Herzschlauch beginnt sich zu verlängern und in dem engen ihm zur Verfügung stehenden Faltenraum einzukrümmen. Die Contractionswelle durchläuft dann eine grössere Strecke und wird dadurch ausgiebiger. Die in späteren Stadien erfolgende Beschränkung der sich fortwährend steigernden Sauerstoffaufnahme auf einen eng begrenzten Bezirk der Oberfläche macht dann die weitere Ausgestaltung des Herzens, insbesondere seines Klappenapparates nöthig, worüber im zweiten Theile zu berichten sein wird.

Die Anlage — so zu sagen Tracirung — der Gefässe erfolgt geradezu in gesetzmässigen Bahnen, die als eine vererbte Auslese verschiedener Varianten erscheinen und in enger Abhängigkeit von der Nachbarschaft, in formaler Anpassung an dieselbe entstanden sind. Sie erfolgt in den Bahnen, die sich für die rasche Weiterbeförderung und die gleichmässige Vertheilung der zunächst den Gasaustausch unterhaltenden Flüssigkeit sich als günstig erwiesen und daher behauptet haben. In den Dienst des Gasaustausches der inneren Athmung stellt sich eine ganz besondere Art freier Mesodermzellen, die Blutzellen, die entweder direct aus dem indifferenten Zellmaterial des peristomalen Mesoderms hervorgehen oder bei höheren Wirbelthieren aus den Elementen jenes interstitiellen Gerüstes hervorgehen können (der abgeplatteten Gefässwandung).

Specielle mechanische Momente dürften, sofern solche nicht durch die rein formale Anpassung an die Nachbarschaft gegeben sind, bei der ersten Anlage der Gefässe wohl nicht in Betracht kommen. Wir sehen die ersten Gefässanlagen mitunter ganz unregelmässig geformt, bald erweitert, mit Ausbuchtungen versehen, bald auf ganz kurzen Strecken verengt. Erst allmählich wird dieses System unter dem Einflusse hämodynamischer Kräfte, also in functioneller Anpassung ausgebaut. Es braucht wohl nicht erst besonders betont zu werden, dass der geschilderte Entwickelungsgang der Gefässanlagen wenigstens in seinen Grundzügen auch der phylogenetischen Gestaltung dieses Organsystems entsprechen dürfte, deren einzelne Phasen bei wirbellosen Formen in allen möglichen Varianten zur Beobachtung kommen.

Die Anlage des Angiohämoblastems und des Angioskleroblastems erfolgt, wie schon oben bezüglich des ersteren für *Triton* gezeigt wurde, bei den Amphibien im Wesentlichen in derselben Weise wie bei *Ceratodus*. — *Triton* bot sogar hinsichtlich der Beziehungen der Seitenplatten zu den vorderen Abschnitten des Angiohämoblastems günstigere Verhältnisse dar, als *Ceratodus*. Dagegen sind bei dieser Form die übrigen Abschnitte des Angiohämoblastems in Folge der Verkürzung der Ventralseite auf ein enges Gebiet beschränkt und daher so tief in die Dotterzellenmasse eingegraben und derselben so dicht angelagert, dass an ungünstig conservirten Objecten thatsächlich der Eindruck erweckt werden kann, dass sich die Dotterzellenmasse am Aufbau der Blutzellenstränge betheiligt. — MOLLIER hat an *Triton* sehr eingehende Untersuchungen in dieser Hinsicht unternommen, die seinen Ausführungen im HERTWIG'schen Handbuche als Basis dienten. MOLLIER konnte sich auch davon überzeugen, dass die Beziehungen des Mesoderms zum Angiohämoblastem ganz unzweifelhafte sind. Dagegen konnte er die Möglichkeit eines geringen Zellzuschusses von Seiten des Entoderms nicht ganz ausschliessen (p. 1071), betont jedoch, dass diese fraglichen Beziehungen jedenfalls secundärer Natur wären. Es versuchte dies an einigen Schnittbildern (Fig. 736 und 739, 743 u. a.) zu erweisen. Ich kann diesen Schnittbildern keine Beweiskraft im obigen Sinne beimessen. Am Schnitte der Fig. 735 a steht allerdings die Axe einer Kerntheilungsfigur annähernd senkrecht auf die Oberfläche der Dotterzellenmasse. Dies will aber in Anbetracht dessen, dass

die Elemente der letzteren ganz bunt durch einander gewürfelt sind und keine epitheliale Anordnung erkennen lassen, nichts besagen. — Warum sollte dann nicht auch einmal eine Dotterzelle sich in der angegebenen Richtung theilen können? Dass eine Dotterzelle, wie in Fig. 735 b, auch ein bisschen über der Oberfläche vortreten kann, wird uns in Anbetracht der morphologischen Bedeutung dieses Zellcomplexes auch nicht besonders auffallen. Auch die weitere Frage, ob die über den Blutzellenstrang hinwegziehende Mesoblastdecke vom Zellmaterial desselben gebildet wird, oder ob sich die benachbarten Seitenplattenabschnitte ventralwärts vorschieben, lässt MOLLIER unentschieden. Er verweist zwar darauf, dass die „Mesoblastdecke, wenn sie den Zellstreif überwachsen hat, selbständig bis zur Mittellinie vorwächst" (p. 1058). An einer anderen Stelle hingegen (p. 1060) glaubt er „gegen eine Delamination nichts einwenden zu können". — Es ist nur eine Consequenz der oben erörterten Anschauung MOLLIER's über die erste Anlage des Endocardiums, wenn MOLLIER den verdickten ventralen Randstreif (Blutzellenstrang) als eine vom Endocardium vollkommen gesonderte und selbständige Bildung auffasst und dessen vorderes Ende „durch ein vorher gebildetes Endothelrohr secundären Anschluss an das hintere Ende des Herzens finden lässt" (p. 1071). Ich konnte feststellen, dass die vordersten Abschnitte der verdickten Randstreifen sich vollkommen in freie Mesodermzellen auflösen und, indem sie sich nach vorn in den Faltenraum der entodermalen Grenzfalte vorschieben, den grössten Theil des Endocardiums liefern. Die unmittelbar sich anschliessenden, Blut- und Gefässzellen liefernden Abschnitte der Randstreifen stehen also von vornherein mit der Anlage des Endocardiums in einem unmittelbaren ursprünglichen Zusammenhange. Das Endocardium ist nur der vorderste Abschnitt jenes durchaus einheitlichen Zellcomplexes, der sich von der Nachbarschaft der entodermalen Grenzfalte bis in die Schwanzspitze erstreckt und peristomalen Ursprunges ist. — Aus demselben Grunde ist auch die von BRACHET (1898) für *Triton* gemachte Angabe, dass die cranialen Abschnitte der Dottervenen durch Sprossung vom Herzen aus entstehen, — eine Angabe, die von BRACHET im Sinne der Hypothese „Endothel aus Endothel" gedeutet wurde — nicht zu bestätigen. Ebensowenig kann ich mich seinen Ausführungen über die ausschliesslich entodermale Entstehung der Blutstränge sowie über den secundären Nachschub von Gefässzellen aus der Dotterzellenmasse anschliessen. Die scharfe Scheidung, die BRACHET zwischen dem Blutzellenstrang und dem vor ihm gelegenen, den Anschluss an das Herz vermittelnden Gefässabschnitt macht, ist gekünstelt — wie dies ein Blick auf den oben (p. 166) abgebildeten Schnitt zeigt.

In Uebereinstimmung mit ihren Befunden hinsichtlich der Bildung des Endocardiums von *Siredon* findet auch Frl. MARCINOWSKY, dass die „Blut- und Venenzellen" ausschliesslich von der ventralen Randzone des Mesoderms geliefert werden. „Diese Zellen lösen sich nicht eigentlich vom Visceralblatt des Mesoblasts, sondern von demjenigen Theil, der dem späteren ventralen Mesenterium resp. seiner Umbiegung in die Splanchnopleura entspricht" (p. 48). — Dasselbe sollte auch für die Endocardzellen gelten, was sich indess, wie bereits oben erwähnt wurde, an den Abbildungen nicht erweisen lässt. „Aus dieser Verdickung des freien Randes der Seitenplatten gehen nun in einem bestimmten Körperabschnitt die Blutstränge (Blutinseln) hervor, die, wie MARCINOWSKY ausdrücklich hervorhebt, keine Beziehungen zum Entoderm haben. Es kommt wohl ab und zu vor, dass sich eine Blutinsel „in die Masse der Dotterzellen hineinfrisst" (p. 60) — derartiges habe ich gelegentlich auch bei *Triton* gesehen, wobei die Abgrenzung der beiden Zellcomplexe, besonders an Schiefschnitten, sehr erschwert werden kann.

In jüngster Zeit hat Frl. DE ROOY (1907) interessante Angaben über die Bildung der Blutanlagen bei ***Megalobatrachus maximus*** gemacht, bei welcher Form die Blutzellenstränge ebenfalls aus dem ventralen Rande der Mesodermflügel hervorgehen. Letztere sind in Folge des grossen Umfanges der Dotterzellenmasse viel weiter von einander entfernt und spannen sich etwa wie bei unserem einheimischen Feuersalamander (vergl. Textfig. 171) in der äquatorialen Zone um die Dotterzellenmasse. Sie zeigen ihrer Längenausdehnung entsprechend einen geringen Querdurchschnitt, sind in flachen Rinnen an der Oberfläche der Dotterzellenmasse

eingebettet und von dieser daher stets sehr deutlich abgrenzbar. Allmählich verschmelzen sie mit einander in caudocranialer Richtung.

Auch bei den Anuren (vergl. Textfig. 172) weisen die Blutzellenstränge eine sehr erhebliche, der Körperlänge entsprechende Ausdehnung auf. Ich fand sie bei *Bufo* und *Bombinator* — im Gegensatz zu GOETTE (1875), der auch das Endocardium wenigstens theilweise vom Darmblatt ableitet, wenn auch nicht so markant, wie bei Urodelen oder *Ceratodus*, aber immerhin von der Dotterzellenmasse abgrenzbar. Auch MARCINOWSKY konnte ihre an *Siredon* gewonnenen Befunde für *Bufo* bestätigen. BRACHET (1903) hat für *Rana temp.* den Beweis erbracht, dass die Blutzellenstränge mit der Dotterzellenmasse in keinem genetischen Zusammenhang stehen. Auch die Ausbreitung der Seitenplatten an der Oberfläche der Blutinseln beschreibt BRACHET in eingehender Weise. Dass BRACHET für *Rana*, eine Form, die nicht so günstige Verhältnisse darbietet, wie die Urodelen, die Betheiligung des Hypoblasts oder, besser gesagt, der Dotterzellenmasse an der Bildung der Blutzellenstränge ausschliesst, ist um so erfreulicher, als derselbe Autor für *Triton* bekanntlich das Gegentheil davon behauptet hat. Ich erkenne an, dass BRACHET für seine neugewonnene Auffassung gute Gründe gehabt hatte. Es ist wohl zu hoffen, dass BRACHET auch bei Urodelen im Verlaufe seiner weiteren Untersuchungen, die er noch nicht für abgeschlossen hält (p. 69), an entsprechend vorbehandeltem Materiale seine Ansicht bestätigt finden werde.

Ueber die Differenzirung des Angioskleroblastems, insbesondere die erste Anlage der Gefässe hat GOETTE (1875) in seinen eingehenden Ausführungen über das „interstitielle Bindegewebe“ die ersten bahnbrechenden Angaben gemacht, die sich nicht nur für *Bombinator*, sondern auch für andere Anamnier, in jüngster Zeit auch für *Polypterus* (G. KERR, 1907) und die Amnioten mit aller Sicherheit bestätigen lassen. GOETTE ist der erste Vertreter der fundamentalen Lehre, dass die Gefässe nicht von einem Centrum aus angelegt werden, sondern selbständig und unabhängig vom Herzen durch die Differenzirung des interstitiellen Bindegewebes entstehen und erst allmählich sowohl unter einander als mit dem Endocardium in Verbindung treten. Dieser Lehre pflichtet MOLLIER aus guten Gründen im HERTWIG'schen Handbuche bei. Im Einzelnen macht sich in seinen Ausführungen wohl eine gewisse Unsicherheit bemerkbar, die eben auf den Mangel ausgedehnter Voruntersuchungen über die erste Anlage des Mesoderms zurückzuführen ist. So lässt es MOLLIER dahingestellt, ob bei der Bildung des Dottergefässnetzes von der Splanchnopleura oder auch von der Dotterzellenmasse Zellen abgegeben werden (p. 1061). Die Aortenzellen leitet MOLLIER vom dorsalen Rande der Seitenplatten ab, hält es jedoch „für sehr wohl möglich, dass vereinzelte Zellen auch vom Sklerotom beigesteuert werden“ (p. 1075). An der Bildung des Ductus Cuvieri sollen sich Zellen betheiligen, die von der Somatopleura frei werden (p. 1075). — BRACHET (1903) hat die allmähliche Ausbreitung der Abkömmlinge des Angiohämoblastems an der seitlichen Oberfläche der Dotterzellenmasse wohl erkannt, misst aber diesem Vorgange eine zu grosse Ausdehnung bei, wenn er auch die Aorten und die Cardinalvenen von solchen Zellen ableitet. In neuerer Zeit hat GRAEPER (1907, vergl. p. 390 und 396) diese Anschauung vertreten. Soweit können wir HIS nicht folgen.

Frl. MARCINOWSKY hat speciell an *Bufo* die erste Entstehung der Gefässe eingehender untersucht. Nach ihrer Auffassung wird die Gefässwand 1) von freien, diffus austretenden Wanderzellen, 2) von sklerotomalen Gefässzellen und 3) frei im Bindegewebe gebildet. Die diffus austretenden Wanderzellen fanden sich vor allem in der Nachbarschaft der Seitenplatten vor. Sie werden frühzeitig pigmentirt und sollen entweder direct oder als Tochterzellen aus dem epithelialen Verbande der Seitenplatten und des Ektoderms austreten (innere und äussere Wanderzellen). Die Dotterzellenmasse zeigt sich gegen diese Wanderzellen stets deutlich abgegrenzt. Es ist richtig, dass Zellen der Sinnesschichte des Ektoderms vor dem Auftreten der Basalmembran gelegentlich ein wenig nach innen vortreten. Solche Befunde sind aber noch keine Beweise für die Herkunft der Wanderzellen aus dem Ektoderm. MARCINOWSKY's Fig. 25, Taf. 4 kann in dieser Hinsicht nicht beweiskräftig sein, da sie zwischen Anlagerung und Continuität nicht deutlich unterscheiden lässt. Die diffus austretenden

Wanderzellen sollen indess nur einen ganz verschwindenden Antheil am Aufbau des Gefässsystems nehmen (Dotterdarmvenen, eventuell Vornierenglomerulus, Ductus Cuvieri). Ich war an meinen Präparaten nie darüber im Zweifel, dass sich diese Wanderzellen von der ventralen und dorsalen Seite her vorgeschoben haben und Abkömmlinge des Angiohämoblastems bezw. des Angioskleroblastems sind. Ich will keineswegs bestreiten, dass sich von den Seitenplatten freie Mesodermzellen ablösen, doch vollzieht sich diese Differenzirung der Bindegewebsepithelien viel später und in abweichender Weise. MARCINOWSKY giebt übrigens selbst zu, dass der grösste Theil der Dottervenen vom medioventralen Mesoblastbezirk, der Vornierenglomerulus fast ausschliesslich von sklerotomalen Gefässzellen aufgebaut wird, und ist es nirgends ersichtlich, welche Gründe MARCINOWSKY bewogen haben dürften, die Abkömmlinge dieser Bildungsstätten freier Mesodermzellen von deren periphersten Elementen zu trennen. Diesen Zellen ist sicherlich ein gewisses Eigenbewegungsvermögen zuzuschreiben. Möglicher Weise fördern auch die Seitwärtsbewegungen der jungen Larven die weitere Verbreitung der Mesodermzellen, speciell in den ventralen Regionen. Die Zellen, welche die Aorten, die vollkommen selbständige Anlage des Vornierenglomerulus und die Cardinalvenen bilden, leitet MARCINOWSKY von frei gewordenen Sklerotomzellen ab. — Die Carotis, die Visceralbögen und die übrigen Gefässe des Vorderkopfes sollen ausserhalb aller Beziehungen zu localisirten Bildungscentren, frei aus den Elementen des embryonalen Bindegewebes hervorgehen — welch' letzteres speciell in den Visceralbögen von den axialen Mesodermsträngen stammen soll (p. 73). Die Art und Weise, wie die Gefässe vollkommen autochthon in dem Mesenchymnetz entstehen, schildert MARCINOWSKY sehr eingehend. Die grundlegenden Ergebnisse der classischen Untersuchungen GOETTE's fanden sich auch an ihrem Material vollkommen bestätigt. Dass die Angaben MARCINOWSKY's über die Herkunft der Gefässzellen einander so unvermittelt, zusammenhanglos gegenüberstehen, ist bei einer lediglich auf die erste Anlage des Gefässsystems gerichteten Untersuchung begreiflich. Erst eine gründliche Voruntersuchung der Entwickelung des Mesoderms, der allerersten Entstehung und der weiteren Ausbreitung der freien Mesodermzellen giebt eine verlässliche Basis für die Untersuchung der Differenzirung dieser Zellen und vereinigt die zahlreichen, an den verschiedenen Körperabschnitten erhobenen Befunde zu einem harmonischen Ganzen.

Ueber die erste Anlage des Angioskleroblastems und des Angiohämoblastems der meroblastischen Formen soll im Folgenden gesondert berichtet werden, weil das letztere sich in seiner Anordnung den qualitativen und quantitativen Veränderungen im Dottergehalte der Eier anpassen muss, während das Angioskleroblastem hierdurch in seiner Anlage und Ausbreitung nicht beeinflusst wird. — Für die Selachier (***Pristiurus***) hat RÜCKERT (1888) als erster die locale Entstehung der Aorten beschrieben. Er leitet diese Zellen — entsprechend den damals herrschenden Ansichten über die Entstehung des Endocardiums — von der dorsalen Darmwand ab, nimmt aber als sicher an, „dass aber auch ebenso der angrenzende Theil des Urwirbels Zellmaterial für die Aorten liefert“ (p. 419). Die Bildung der Vornierengefässe sollte von der Aorta ausgehen, dabei aber auch die Splanchnopleura betheiligt sein (p. 422). Die arteriellen Gefässe des Vorderkopfes, insbesondere der sogenannten Kopfsinus entstehen autochthon und selbständig. Ihre Zellen werden von der medialen Wand der Kopfhöhlen (vom visceralen Mesoblast, RÜCKERT) und der dorsalen Darmwand geliefert. Ersteres ist auch für die Squaliden leicht zu bestätigen. In der Kopfregion konnte RÜCKERT eine Einwanderung von Gefässzellen von der Ventralseite her mit aller Sicherheit ausschliessen, während er für die Entstehung der Rumpfaorta nicht mit solcher Sicherheit gegen die HIS'sche Einwanderungslehre Stellung nimmt. — EMMERT (1900) leitet die Aortenzellen von *Torpedo* „vom dorsalen Theile der Splanchnopleura (Uebergangstheil oder Urwirbelcommunication) ab“. — „Ueberzeugende Bilder eines Austrittes von Gefässzellen aus den Urwirbeln habe ich nicht gesehen“ (p. 483). — Ich fand, dass bei *Scyllium* die Zellen der Angiosklerotome aus dem Verbande der medianen Wand der axialen Mesodermflügel austreten, bevor diese sich noch in Dorsalsegmenten und die Seitenplatten gesondert hatten. — Auch die Angiosklerotome lösen sich bald nach ihrer Entstehung, zunächst an ihren freien Abschnitten

successive in freie Mesodermzellen auf. Es ist gar kein Zweifel, dass die Aortenwand von den Abkömmlingen der Angiosklerotome gebildet wird. Es hat sich ferner gezeigt, dass ebenso wie bei *Ceratodus* und den Amphibien vom Bereiche der vorderen Segmente aus, die dortselbst bereits frei gewordenen Mesodermzellen in ihrem noch indifferenten Zustande auch in caudaler Richtung sich ausbreiten, indem sie sich zu beiden Seiten der Hypochorda an der Innenseite der axialen Mesodermflügel in Regionen ausbreiten, wo an diesen die Angiosklerotome noch gar nicht vorzutreten beginnen. Es wäre immerhin möglich, dass sich freie Mesodermzellen von dem zur Bildung des Angiosklerotoms qualificirten Transversalabschnitte der Mesodermflügel ablösen, noch ehe dieses als zungenförmiger Vorsprung vortritt. Ich habe mich aber von einem solchen Verhalten weder bei *Ceratodus* noch an *Scyllium* überzeugen können. Dass aber den freien Mesodermzellen — dem Angioskleroblastem — ein erhebliches Eigenbewegungsvermögen zukommt, ist sicher. — Ich fand also hinsichtlich der Anlage und ersten Differenzirung des Angioskleroblastems bei *Scyllium* und einigen Embryonen von *Acanthias* ganz ähnliche, im Wesentlichen dieselben Verhältnisse vor, wie ich sie oben für *Ceratodus* beschrieben habe. Die Bildung der Aorten ist in Folge der ansehnlichen Ausdehnung der interstitiellen Räume sehr leicht zu verfolgen. Man findet deren distale Abschnitte in Regionen vor, wo die Angiosklerotome noch gar nicht als solche erkennbar sind. Im unmittelbaren Anschluss an die bereits angelegte Aortenwand oder auch isolirt vereinigen sich die in der Aortenbahn gelegenen freien Mesodermzellen zu rinnenförmigen Strängen, die sich allmählich zu Röhren schliessen. Auch durch Proliferation terminaler Wandzellen werden die paarigen Aortenanlagen verlängert. — Im unsegmentirten Kopfgebiete entsteht das Angioskleroblastem durch die Auflockerung und Proliferation der dorsomedialen Abschnitte der axialen Mesodermflügel. Die auf diese Weise frei gewordenen Zellcomplexe breiten sich vor allem durch das Gebiet der Visceralbögen ventralwärts aus, wenngleich bei Selachiern durch die eigenartige Beschaffenheit der basalen Oberfläche der Wandung der Kopfhöhlen und der axialen Mesodermröhren der Visceralbögen die Abgrenzung der freien Mesodermzellen, die in bestimmten Bahnen die Gefässwände liefern, nicht so leicht durchführbar ist, wie z. B. bei *Ceratodus*. Die Selachier sind zur Entscheidung dieser Fragen entschieden ein viel ungünstigeres Material als z. B. die Urodelen. Es sollten daher die bei diesen Formen erhobenen diesbezüglichen Befunde nur mit aller Vorsicht verwerthet werden. — Dass aber eine ventralwärts gerichtete Ausbreitung thatsächlich stattfindet, beweisen die schönen Beobachtungen, die WENKEBACH (1886) an lebenden pelagischen Teleostierembryonen angestellt hat. WENKEBACH konnte auf diese Weise die Angaben OELLACHER's, dass im Bereiche des Vorderkopfes bei *Salmo* abgeplattete Zellen die Kiemendarmhöhle umwachsen und sich ventralwärts bis an die Wand der vorderen Darmpforte vorschieben, woselbst sie das Endocardium liefern, unmittelbar beobachten und verfolgen. „Man sieht deutlich, wie die Zellen, namentlich die des Mesoblasts selbständig vermittelst amöboider Bewegungen und oft ausserordentlich langer protoplasmatischer Fortsätze sich im Körper des Embryos und auf den nicht mit Hypoblast umkleideten Dotter bewegen und nach bestimmten Richtungen kriechen, als handelten sie mit Willen und Bewusstsein. Bei der Anlage und weiteren Ausbildung des Herzens sowie bei der Bildung der Gefässe und anderer Organe spielt diese selbständige Bewegung der Mesoblastzellen eine grosse Rolle" (p. 239). Speciell bei den Teleostiern ist die erste Anlage der Aorten bei zahlreichen Formen untersucht worden. ZIEGLER (1882), FELIX (1897), SOBOTTA (1902) wiesen deren Abstammung von den Angiosklerotomen nach. FELIX hob insbesondere die autochthone Entstehung des Vornierenglomerulus, SOBOTTA die Ausbreitung der frei gewordenen Mesodermzellen vor allem in ventraler Richtung hervor. —

Hinsichtlich des Verhaltens des Angiohämoblastems lassen sich die an holoblastischen Anamniern erkannten Verhältnisse in ihren wesentlichen Zügen bei den meroblastischen Anamniern schon beim Vergleiche der correspondirenden Entwickelungsstadien wiedererkennen, wie dies oben für die Entstehung des Endocardiums gezeigt wurde. Dies wird um so leichter, wenn wir die Veränderungen berücksichtigen, die ein holoblastischer

Keim, z. B. eine Amphibiengastrula, bei der Einwirkung von Salzlösungen erleidet; auf diese Weise ist es ja möglich, den holoblastischen Typus auf künstlichem Wege in den meroblastischen Typus umzuwandeln. Immerhin weisen aber die meroblastischen Anamnier manche Eigenthümlichkeiten auf, deren Kenntniss für das Verständniss gewisser Befunde, insbesondere aber für den Vergleich mit den meroblastischen Amnioten und den von solchen Formen sich ableitenden höheren Säugethieren von Wichtigkeit ist. Speciell für die Untersuchung der bei den Amnioten bestehenden Verhältnisse ist ein consequent durchzuführender Vergleich der ersten Entwickelungsstadien unerlässlich.

Stellen wir uns also vor, es werde an einem holoblastischen Ei die Dotteransammlung so umfangreich, — oder durch künstliche Eingriffe die Activität der ersten Furchungszelle so geschwächt — dass der erste Furchungskern seine Herrschaft über den Dotter verliert und es zu einer partiellen Furchung kommt. Weder die meridionalen noch die latitudinalen Furchen vermögen den Dotter zu durchschneiden (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 25—26, sowie Fig. 15—17; gelbe Linie). Sämmtliche Zellen des einschichtigen Keimes hängen in diesem Blastulastadium mit der Dottermasse zusammen, die sie zu einem Syncytium vereinigt. Solange die Furchen nicht tiefer eingreifen, könnte man geradezu von einem Keimsyncytium sprechen. Die centralen Elemente der Keimscheibe entsprechen den Mikromeren des animalen Poles, die peripheren den Makromeren des vegetativen Poles der Amphibienblastula (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 26 und 17). So wie beim *Amphioxus* und den Amphibien greifen die latitudinalen Furchen in radiär gestellten Ebenen ein, sie theilen die centralen Blastomeren und sondern von dem peripheren Makromerenkranze fortwährend neue Elemente ab.

Wenn sich nun — entsprechend der ganzen Anlage der Keimscheibe — zuerst die centralen, dann die peripheren Elemente der Keimscheibe in tangentialen (horizontalen) Ebenen zu theilen beginnen, so werden die oberflächlich gelegenen Tochterzellen frei, die tieferen verbleiben im Zusammenhange mit der Dottermasse (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 27). Bei der weiteren Theilung der letzteren wiederholt sich dasselbe Spiel. Dieser Process greift nun immer weiter gegen die Peripherie vor. Die untersten der abgefurchten Elemente hängen mit der Dottermasse zusammen und bilden nun innerhalb des noch erhalten gebliebenen, ringförmigen Abschnittes der ursprünglich einschichtigen Keimscheibe (des Keimsyncytium, s. v. v.) ein durch Abfurchung entstandenes centrales Dottersyncytium, welches sich beim weiteren Fortschreiten der Abfurchung auf Kosten des ersteren vergrössert. Würden an der in Fig. 18, Taf. LXXXI/LXXXII, dargestellten Amphibienblastula die Dotter- und Entodermzellen, durch welche die gelbe Linie gelegt ist, durch eine umfangreiche Dottermasse zusammengehalten und zu einem Syncytium vereinigt sein, so würde daraus das in Fig. 27 dargestellte Verhalten resultiren. Gleichzeitig vermehren sich auch die bereits frei gewordenen oberflächlichen Blastomeren und die von ihnen nach innen zu sich abfurchenden Elemente. Die Keimscheibe ist in diesem, der ausgebildeten Amphibienblastula entsprechenden Entwickelungsstadium — knapp vor Beginn der Gastrulation — zu einer gegen den Rand zu sich verdünnenden mehrschichtigen Zellplatte geworden, die in der Peripherie mit dem kernhaltigen Dotter zusammenhängt (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 28 mit 19). (Den Figg. 26—29 sind RÜCKERT's Abbildungen von Selachierkeimscheiben zu Grunde gelegt, doch ohne Rücksichtnahme auf die Nebenspermakerne sowie auf den Umstand, dass sich schon frühzeitig Elemente des Dottersyncytiums von der Dottermasse vollkommen ablösen. Der Umfang der Dottermasse wurde nur aus äusseren Gründen relativ viel kleiner angegeben, als es den natürlichen Verhältnissen entspricht.) Die beiden Abschnitte des scheinbar einheitlichen, kernhaltigen, oberflächlichen Syncytiums sind nun ihrer morphologischen Werthigkeit wesentlich verschieden. Die periphere Zone des Syncytiums entspricht den centralen Makromeren des vegetativen Poles der Amphibienblastula. Der letzteren gehört daher eigentlich die gesammte Oberfläche der Dottermasse zu (vergl. punktirte Linien). Sie hängt mit den oberflächlichen Zellmassen der Keimscheibe innig zusammen und bildet mit ihr das Homologon des Blastomerenmantels der Amphienblastula bezw. der einschichtigen Wand der Coeloblastula des *Amphioxus*. Wir

können daher diese oberflächliche Zelllage als Blastodermschichte bezeichnen (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 28, 29 *Bl. d.*). Der weitaus grössere centrale Abschnitt des Syncytiums hält gewissermaassen die innersten Dotterzellen der Amphibienblastula zusammen (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 19, gelbe Linie) und bildet mit sämmtlichen, vom Blastoderm nach innen abgefurchten und frei gewordenen Zellen das Homologon der Dotterzellenmasse, die der *Amphioxus*-Gastrula vollkommen fehlt. Es soll daher der gesammte zwischen der oberflächlichen Blastodermschichte und dem Dottersyncytium gelegene Complex frei gewordener Dotterzellen als Dotterzellenschichte bezeichnet werden (Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 28, 29 *D. z. sch.*).

Wenn nun beim Beginne der Gastrulation, ebenso wie bei den Holoblastiern, die Invagination nicht an einer centralen, sondern an einer dorsalexcentrischen Stelle des vegetativen Poles bezw. der entodermalen Randzone einsetzt (Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 7, 8, 20, 29), so ist diese Stelle von dem gegenüberliegenden Theile der virtuellen Urmundrandzone durch die ganze Dottermasse getrennt, deren Umfang der äusseren Oberfläche der centralen Makromeren des vegetativen Poles der Amphibiengastrula entspricht. Die sich einstülpende Urdarmwand, die äussere entodermale Randzone des Blastoderms verliert nun bei den Selachiern schon frühzeitig ihren ursprünglichen Zusammenhang mit der entodermalen Randzone des Keimsyncytiums — dem Homologon der centralen Makromeren des vegetativen Poles der Amphibiengastrula (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 29—31 zwischen *x* und *y*, Taf. LXXXIII, Fig. 3 und 4, gestrichelte Linie) — und wächst als offene Urdarmrinne auf der Oberfläche des Dottersyncytiums centralwärts vor. Dabei schiebt sie — ebenso wie die sich einstülpende Urdarmwand der Amphibiengastrula — die zum Theil von ihr selbst abgefurchte Dotterzellenschicht vor sich her (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 30, und Taf. LXXXIII, Fig. 3 mit Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 21; Taf. LXXXIII, Fig. 1 und 2). Bei den Amnioten besteht in dieser Hinsicht ein ursprünglicheres Verhalten, insofern die sich invaginirende Urdarmwand continuirlich bleibt und ihren ursprünglichen Zusammenhang mit dem Blastoderm beibehält. Der Boden des bei manchen Reptilien sehr geräumigen, bei vielen andern Amniotenformen obliterirten Urdarmsäckchens wird von einer sich abplattenden Zellschicht gebildet (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 33 und 34), die dem entodermalen Bezirke des Blastoderms entstammt und daher einem Theile der Wand des Urdarmes der *Amphioxus*-Larve sowie jener oberflächlichen, die Dotterzellenmasse gegen die Urdarmhöhle begrenzenden Blastomerenlage der Amphibiengastrula (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 23, gelbe Kerne) entspricht. Das Urdarmsäckchen der Amnioten schiebt sich bei der Bildung des vorderen Kopfdarmabschnittes, des sogenannten Kopffortsatzes, nicht wie bei den Selachiern unmittelbar an der Oberfläche des Dottersyncytiums centralwärts vor, sondern zwischen dem ausgedehnten ektodermalen Abschnitte des Blastoderms und der zum Theil von ihr selbst, zum Theil vom ersteren abgefurchten Dotterzellenschicht (vergl. auch Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 34). Sie hat aber ebenso wie bei den Amphibien ihre epithelbildende Potenz verloren und bricht zugleich mit der unter ihr liegenden Dotterzellenschicht durch, wobei die Urdarmhöhle secundär mit den Resten der Furchungshöhle in Communication tritt. Aehnliches kommt ja auch bei Anuren vor. Auf diese Weise kommt es also dann bei den Sauropsiden zur Bildung einer gegen den Dotter offenen Urdarmrinne, deren Wand das einzige Derivat der invaginirten Urdarmwand repräsentirt (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 4 und 5). Diese Urdarmrinne hängt dann, so wie bei den Selachiern, mit der Dotterzellenschichte zusammen, sie erscheint gewissermaassen in die letztere eingeschaltet. Es erfolgt also bei den Selachiern der Durchbruch des Bodens der Urdarmhöhle schon sehr frühzeitig beim Beginne der Gastrulation, bei den Amnioten erheblich später. —

Ebenso wie bei den Amphibien invaginirt sich auch bei den Selachiern zuerst der dorsale Abschnitt der Urdarmwand, die bei diesen Formen im Blastulastadium eine marginale Zone der Keimscheibe bildet (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 4 *Ent.*) Diese liegt nach erfolgter Ablösung von den entodermalen Elementen des Syncytiums mit der Dotterzellenschichte in einer scheinbar einheitlichen Zellenplatte, die bisher als inneres Keimblatt galt. Der grösste Theil des letzteren wird jedoch von der abortiven Dotterzellenmasse eingenommen, welche aus den

oben angeführten Gründen nicht einmal als Dotterentoderm, geschweige denn als inneres Keimblatt betrachtet werden darf. Die Abgrenzung dieser Dotterzellenschicht ist gegen die invaginirte, rinnenförmig gestaltete Urdarmwand leichter durchführbar, als gegen die marginalen Abschnitte des Entoderms, die sich auch — wenigstens andeutungsweise — invaginiren. In der Fig. 6, Taf. LXXXIII ist der Versuch einer solchen Abgrenzung der Dotterzellenschichte gegen das (in gelber Farbe dargestellte) Entoderm gemacht. — Hierbei wurden die Befunde bei den Teleostiern verwerthet, deren Dotterzellenschicht fast in ganzer Ausdehnung in das Syncytium eintritt, so dass die sich invaginirende Urdarmwand, welche sich in derselben Weise wie bei den Selachiern von den entodermalen Elementen des Syncytiums ablöst, nach innen zu mit einem freien Rande begrenzt ist. — Mit der sich invaginirenden Urdarmwand löst sich nun bei den Selachiern schon frühzeitig auch die gesammte Dotterzellenschichte vom Syncytium ab, dessen Elemente sich zum Theil durch directe Abschnürung zu ihr gesellen. Dann erscheint die Keimscheibe durch eine durchgreifende Spalte vom letzteren isolirt (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 30, 31; Taf. LXXXIII, Fig. 3, 4).

Wenn wir es nun versuchen wollten, die bei den Selachiern bestehenden Verhältnisse in eine Amphibiengastrula oder -neurula (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 23; Taf. LXXXIII, Fig. 4) gewissermaassen hineinzuconstruiren, dann müssten wir vor allem annehmen, dass an einer solchen ein ausgedehnter, centraler Zellcomplex (in der Figur approximativ durch eine gelbe, schleifenförmige Linie *a*—*b* angegeben) von der umfangreichen Dottermasse eingenommen wäre, die zahlreiche Dotterzellen und (bei *y*) auch oberflächliche Entodermzellen zu einem Syncytium zusammenhält. Diese Dottermenge müsste sich hauptsächlich in den oberflächlichen Entodermzellen concentriren, so zwar, dass deren Kerne in die gegenüberliegenden vorderen (ventralen) und hinteren (dorsalen) Randabschnitte des Syncytiums zu liegen kämen (Fig. 29, gelbe Kerne des Syncytiums). Die beiden neben einander gelegenen Enden der gelben Linie der Fig. 23 müssten sich dann ähnlich verhalten wie die Enden der gelben Linie in Fig. 28, sie würden durch den ganzen freien Umfang der Dottermassse von einander getrennt sein. Beim Beginn der Invagination (Fig. 20) wären die Stammzellen der Zellen *x* und *y* der Fig. 23 einander benachbart. Bleiben diese Zellen und deren Abkömmlinge im weiteren Verlaufe der Gastrulation mit einander im Zusammenhang, dann würde sich der entodermale Boden der Urdarmhöhle in derselben Weise verlängern, wie die Decke. Die Urdarmhöhle würde, wie dies eben bei den Amphibien und unter Umständen auch bei den Amnioten der Fall ist, von einer einheitlichen Entodermschicht begrenzt werden, deren Boden durch die zwischengelagerte Dotterzellenschicht vom Dottersyncytium getrennt ist (vergl. Fig. 33, 34). Wird jedoch der Zusammenhang der Stammzellen von *x* und *y* gelöst, dann wird die zwischen diesen beiden gelegene Dotterschichte überhaupt nicht abgefurcht. Der freie vordere Rand des invaginirten Entoderms würde sich an der Oberfläche des Dottersyncytiums vorschieben und die demselben auflagernden Dotterzellen vor sich her drängen und schliesslich mit diesen eine unter dem Ektoderm der Ventralseite gelegene Schichte bilden, deren innere Grenze in der Abbildung durch den ventralen Schenkel der gelben schleifenförmigen Linie und deren Abzweigung bei *c* begrenzt würde. Das ganze zwischen den übrigen Abschnitten der Schleife (*b*—*c*) und der Urdarmhöhle gelegene Zellmaterial würde nicht existiren (Entodermabschnitt) oder nicht an dieser Stelle vorhanden sein (Dotterzellen). Das Syncytium würde den Boden der Urdarmhöhle bilden (vergl. Fig. 30, 31). — Die Spalte, welche die Keimscheibe der Selachier vom Dottersyncytium trennt, entspricht nur im Bereiche der invaginirten Urdarmwand der Urdarmhöhle der Amphibien, in ihren übrigen, weitaus grösseren Abschnitten existirt sie bei diesen Formen nicht. Die Linie *a*—*c* vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 22, 23, Taf. LXXXIII, Fig. 1, 2 [Amphibien], mit Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 30, Taf. LXXXIII, Fig. 3, 4 [Selachier]) deutet ihre Lage an.

Nach erfolgter Abspaltung vom Dotter (bezw. Syncytium) kann sich die Selacherkeimscheibe frei an der Oberfläche desselben ausbreiten, sie umwächst nun den Dotter. Diese Oberflächenvergrösserung entspricht der Längenentwickelung des *Amphioxus*-Keimes, an welchem die einzelnen Randabschnitte anfänglich auch nicht

gleichen Schritt halten, wodurch die dorsale Excentrität des Urmundes bedingt wird. Der beim *Amphioxus* nicht sehr bedeutende Unterschied in der Entwickelung der Randabschnitte des Urmundes wird bei den Meroblastiern in Folge der erheblichen Dotterzunahme viel auffälliger. Die ventralen und seitlichen (virtuellen) Randabschnitte müssen sich erst über die umfangreiche Dottermasse vorschieben, was bei den meroblastischen Anamniern in Folge der frühzeitigen Isolirung ihrer Keimscheibe unter dem Bilde einer Umwachsung sich vollzieht und thatsächlich an die epibolischen Vorgänge an einer Molluskenblastula erinnert. Der Urmund wird, bis der grösste Durchmesser der Dottermasse erreicht ist, erweitert, dann erst verengt. Daher beschreibt der dem ventralen Urmundrande des *Amphioxus* entsprechende Theil der secundär isolirten (virtuellen) Urmundrandzone einen viel weiteren Weg als die dorsale Urmundlippe, welche eine terminale Wachsthumszone des Körpers repräsentirt.

In dieser Hinsicht verhalten sich die Selachier und Teleostier insofern verschieden, als bei den letzteren der ventrale Urmundrand sich um die ganze Circumferenz der Dottermasse vorschiebt — bezw. vorgeschoben wird — und der vorübergehende Verschluss des Blastoporus wie insbesondere R. VIRCHOW (1894) gezeigt hat, an der dorsalen Urmundlippe erfolgt. Insofern besteht bei Teleostiern ein primitiveres Verhalten als bei den Selachiern, deren ventrale (vordere) Urmundlippe den vegetativen Pol nur um ca. 50 Winkelgrade überschreitet (*Scyllium*) und der Urmund in grosser Ausdehnung durch die Connascenz der seitlichen Ränder (Dottersacknaht) geschlossen wird. Während also beim *Amphioxus* die ventrale Urmundlippe sich um ca. 90° gegen die dorsale Urmundlippe emporkrümmt und den Urmund dorsalexcentrisch verengt, beschreibt sie bei dotterreichen Teleostiern bei der Umwachsung des Dotters sicher über 300 Winkelgrade, bei den Selachiern legt sie vielleicht einen Weg von ca. 230° (ganz approximativ angegeben) zurück. Sowohl bei den Selachiern wie bei den Teleostiern ist der ventrale Urmundrand durch die Einlagerung des peristomalen Mesodermkeimes gekennzeichnet. Diese Thatsache war bei der Beurtheilung des Keimscheibenrandes in erster Linie maassgebend. In der That entspricht der lippenförmig sich vorwölbende Ektodermrand der Selachier- und Teleostierkeimscheiben der ektodermalen Begrenzung des Blastoporus der Amphibien und des *Ceratodus* (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 31 und 23, Taf. LXXXII, Fig. 4 und 2, sowie Textfig. 204). Man muss sich nur immer vergegenwärtigen, dass durch die oben erwähnte Spaltbildung die im Urmundrande enthaltene, marginale Entodermzone von den ursprünglichen, mit ihr zusammenhängenden entodermalen Elementen des Keimsyncytiums secundär isolirt wurde und sich nun frei und unbehindert an der Oberfläche der Dottermasse, die der engbegrenzten freien Oberfläche centraler Makromeren des vegetativen Poles der Amphibienblastula entspricht, vorschiebt. Die durch die Dotterzellenmasse hervorgerufene Behinderung der totalen Invagination des Entodermfeldes tritt also in einer ganz unzweideutigen Form zu Tage, viel markanter als bei den Amphibien, bei denen im Wesentlichen — sozusagen im Kleinen — genau dieselben Verhältnisse obwalten. Jene Spaltbildung ist eine unmittelbare Folge der Dotteransammlung bezw. der durch diese bedingten Immobilisation der centralen Makromeren des vegetativen Poles. Der Invaginationsprocess spielt sich also in jener marginalen Entodermzone ab, die sich durch die Abfurchung der Dottermasse vom Ballast der letzteren befreit hatte. So wie bei allen anderen Chordoniern setzt die Invagination an einer dorsalexcentrisch gelegenen Stelle des Keimscheibenrandes ein, welcher der subäquatorialen Zone der Amphibienblastula entspricht. In diesem Verhalten kommt also die Prävalenz der dorsalen Urmundlippe deutlich zum Ausdrucke. — An der äusseren Oberfläche des Keimes macht sich der Beginn der Gastrulation durch das Auftreten der sogenannten Sichelrinne bemerkbar, die nun, dem Fortgange der behinderten Invagination entsprechend, genau so wie bei den Amphibien und dem *Ceratodus* allmählich auf die vorderen, ventralen Bezirke des Keimscheibenrandes übergreift. Letztere werden dann secundär isolirt, gewissermaassen vom Dottersyncytium abgespalten (Selachier), bei den Teleostiern erfolgt diese Loslösung frühzeitiger.

Während RÜCKERT (1887), RABL (1889) u. A. den gesammten Keimscheibenrand der Selachier als Urmund bezeichnen, hält HERTWIG auch in seiner letzten, im Handbuche gegebenen Darstellung an seiner

ursprünglichen Auffassung (1893) fest und unterscheidet am Keimscheibenrande zwei Abschnitte: einen hinteren (dorsalen) Rand, den er als Urmundrand oder embryobildenden Rand bezeichnet, und einen vorderen Abschnitt, den sogenannten Umwachsungsrand. Letzterer soll bei der Entstehung des embryonalen Körpers ganz unbetheiligt sein (p. 786). Er breitet sich nur allmählich über immer grössere Abschnitte des Dotters aus und überzieht sie mit einer dünnen Keimhaut. Er bildet auf diese Weise nur die Wand des Dottersackes durch den einfachen Vorgang einer Umwachsung. Eine Einstülpung und Bildung einer Urdarmhöhle dagegen kommt hier nicht zu Stande. Diese Motivirung ist nicht richtig. Die schmale, im seitlichen und ventralen Rande der Keimscheibe enthaltene Entodermzone invaginirt sich gerade so, wie die ihm entsprechende Randzone des Entodermfeldes der *Amphioxus*-Gastrula. Dass dies bei dem Meroblastier nicht so deutlich in Erscheinung tritt, ist darauf zurückzuführen, dass erstens der an die Randzone angrenzende, beim *Amphioxus* sich vollkommen frei und unbehindert invaginirende, centrale Abschnitt des Entodermfeldes durch die in dasselbe eingelagerte Dottermasse vollkommen immobilisirt und in excessiver Weise vergrössert erscheint, zweitens als Folgeerscheinung dieses Zustandes die marginale Entodermzone durch eine secundäre Dehiscenz von dem so veränderten Entodermfeld (Keimsyncytium) isolirt wurde und endlich drittens die sich invaginirende (umschlagende) Entodermrandzone in die parallel mit dem Ektodermfeld verlaufende und diesem angelagerte Dotterzellenschichte eingeschaltet erscheint (Selachier). Die sogenannte Umwachsung des Dotters entspricht, wie oben auseinandergesetzt wurde, der dorsalexcentrischen Verengung des Urmundes der *Amphioxus*-Gastrula. Der Vorgang hat nur durch die Dotteransammlung eine Verzögerung erlitten. Diese Umwachsung kommt aber nicht ausschliesslich durch ein appositionelles Wachsthum des Urmundrandes zu Stande, sondern — ebenso wie beim *Amphioxus* und den holoblastischen Anamniern — durch ein intussusceptionelles Flächenwachsthum der gesammten zwischen der sogenannten vorderen Darmpforte und dem Urmundrande gelegenen, von dem Ektoderm und der Dotterzellenschichte gebildeten Wand der Keimscheibe. Dieser Wandabschnitt entspricht durchaus der ventralen Wand der *Amphioxus*-Gastrula — abgesehen von der Dotterzellenschichte. — Wir brauchen uns nur vorzustellen, dass ein ausgedehnter ventraler, centraler Bezirk der Urdarmwand des *Amphioxus* durch eine mächtige Dotteransammlung wanstförmig nach aussen vorgetrieben werde und hernienartig aus dem Urmund herausquelle. — Die abortive, syncytiale Dottermasse wird bekanntlich allmählich resorbirt. Das ausgedehnte ventrale Ektoderm zieht sich zusammen und bildet schliesslich einen ganz eng umschriebenen Bezirk der ventralen Bauchwand. Schon aus diesem Grunde ist es nicht richtig, wenn HERTWIG sagt, dass der vordere Umfang der Keimscheibe an der Entstehung des embryonalen Körpers ganz unbetheiligt sei. Die Blutzellen, die von dem peristomalen Mesoderm des vorderen Urmundrandes gebildet werden, circuliren im Embryo. Das Dottergefässnetz wird rückgebildet. Es entspricht also die vordere Hälfte der Keimscheibe mit dem zugehörigen Abschnitte des Dottersyncytiums und Keimsyncytiums jenem ovoiden Körper, der bei *Triton*-Embryonen bei frontalen Durchschnürungen abfällt. Unter normalen Verhältnissen bildet er einen integrirenden Bestandtheil des Körpers.

Auch am Keimscheibenrande der Teleostier unterscheidet HERTWIG den (dorsalen) hinteren Urmundrand vom vorderen Umwachsungsrand, dessen zelliger Rand durch Vermehrung seiner Elemente sich über einen immer grösseren Abschnitt der Dottermasse ausbreitet und ihn — nur (p. 810) mit äusserem Keimblatt überzieht (p. 808). HERTWIG bemerkt ganz richtig, dass dieser Umwachsungsrand der Randzone GOETTE's am Amphibienkeime entspricht. Letztere wird aber nicht allein vom Ektodermfeld, sondern auch vom peristomalen Mesodermring und der angrenzenden activ gebliebenen Zone des Entodermfeldes gebildet. Alle diese Zellcomplexe sind im Keimscheibenrande der Teleostier ebenso enthalten wie in jenem der Selachier. Dass das peristomale Mesoderm sich erst verhältnissmässig spät entwickelt, wie insbesondere VIRCHOW (1894) gezeigt hat, thut nichts zur Sache. Dass sich das peristomale ventrale Mesoderm am Rande des Salmonidenkeimes, wie HERTWIG angiebt, durch Umschlag entwickelt, ist ein Eindruck, der dadurch hervorgerufen wird, dass die die Keim-

scheibe begrenzende Entodermzone auf ein Minimum eingeschränkt erscheint. In Folge dessen tritt der in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft sich entwickelnde peristomale Mesodermkeim um so deutlicher hervor und scheint den freien Rand der Keimscheibe zu bilden. Das peristomale Mesoderm sprosst auch bei den Teleostiern aus der ventralen Urmundlippe gerade so hervor, wie aus der ventralen Urmundlippe der Amphibien. Dass der ganz minimale Umschlag der marginalen Entodermzone der Teleostierkeimscheibe verhältnissmässig spät und in so einer geradezu verschwindend kleinen Ausdehnung erfolgt, ist vor allem darauf zurückzuführen, dass bei den Teleostiern — speciell den dotterreicheren Formen — nicht nur fast die gesammte Dotterzellenmasse, sondern auch periphere Elemente der marginalen Entodermzone secundär mit dem Dotter verschmelzen, das sogenannte centrale bezw. periphere Dottersyncytium (VIRCHOW's) bildend. Es vollziehen sich hierbei ganz ähnliche Vorgänge wie z. B. bei gewissen Mollusken (*Nassa mutabilis*). — Es fehlt also der Teleostierkeimscheibe eine freie, selbständige Dotterzellenschichte, die, wie bei den Selachiern, die invaginirte dorsale Urdarmwand mit dem marginalen Entodermfelde verbinden müsste. Diese Dotterzellenschichte steckt gewissermaassen im Dottersyncytium, und desshalb sind sowohl die invaginirte dorsale Urdarmwand, wie die marginale Entodermzone des Keimscheibenrandes mit freiem Rande begrenzt. Auch beim Flächenwachsthum der Selachierkeimscheibe — bei der sogenannten Ueberwachsung des Dotters — betheiligt sich neben dem Ektoderm vor allem die Dotterzellenschichte und nur zu einem ganz geringen Theile die marginale Entodermzone. Letztere erscheint bei den Teleostiern noch mehr verschmälert, weil, wie eben erwähnt wurde, ein Theil ihrer Elemente sich secundär mit dem Dotter vereinigt hat. Diese vollkommen frei gebliebene, ganz schmale Entodermzone braucht ja bei den Teleostiern am Flächenwachsthum der Keimscheibe gar nicht theilzunehmen. Dies wird hauptsächlich vom Ektoderm besorgt. Wenn dann der Dotter allmählich resorbirt wird, nimmt auch das denselben überziehende Ektodermfeld zum mindesten relativ an Umfang ab, und die anfangs grosse Lücke im Entoderm wird immer kleiner und schliesslich, während der Dotter vollkommen aufgezehrt wird, verschlossen. — Wenn wir also den schematischen Querschnitt durch einen Selachierkeim (Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 30, 31) in einen solchen durch einen Teleostierkeim umwandeln wollten, so brauchten wir bloss die (mit geringelten Kernen eingezeichnete) Dotterzellenschichte (sowie die periphersten Elemente der entodermalen Randzone) dem Dotter einzuverleiben. Es ergiebt sich dann ganz von selbst, dass die dorsale Urdarmwand und der marginale Entodermrand mit freien, gegen einander gekehrten Rändern endigen müssen. Das Ektoderm liegt dann statt der Dotterzellenmasse dem Dottersyncytium auf, welches physiologisch die Rolle des Entoderms übernehmen kann. Die innige Verbindung mit der Dottermasse dürfte dem Dottersyncytium die Arbeit der Assimilation der Dotterpartikelchen sogar wesentlich erleichtern. Es würde also dann das auch die abortiven Nebenspermakerne enthaltende Dottersyncytium der Selachier durch die Einverleibung der Dotterzellenschichte eine erhebliche Vermehrung seiner Elemente erfahren. Das weitere Schicksal ist für die Dotterzellenschichte bezw. das Dottersackepithel dasselbe, wie für das Dottersyncytium. Beide werden, nachdem sie den Dotter verarbeitet haben, abortiv. Diese Formationen sind einander morphologisch und physiologisch vollkommen gleichwerthig und sind — abgesehen von den ganz geringen in ihnen enthaltenen entodermalen Elementen — auf keinen Fall Abschnitten des inneren Keimblattes des *Amphioxus* streng homolog.

HAECKEL (1875) hat bekanntlich die Gastrula meroblastischer Anamnier als Discogastrula aufgefasst, von der richtigen Vorstellung ausgehend, dass nicht nur, wie GOETTE (1873, 1875) meinte, an der Dorsalseite, sondern am ganzen Umfang des Keimscheibenrandes ein Umschlag, eine Invagination stattfindet. Er liess die so entstandene innere Schichte centripetalwärts vorwachsen und sich allmählich zu einem vollständigen inneren Keimblatt ergänzen. Der so entstandene zweiblättrige Keim liegt dann wie ein Uhrglas auf der Oberfläche des Nahrungsdotters, der gewissermaassen aus dem Urmundrande heraustritt. In treffender Weise bringt HAECKEL seine Auffassung zum Ausdruck: „Stellen wir uns vor, die ursprüngliche Glockengastrula wolle einen kugeligen

Nahrungsballen verschlucken, der viel grösser ist als sie selbst, so wird sie sich beim Versuche dazu in derselben Weise scheibenförmig auf letzteren ausbreiten, wie es hier der Fall ist.“ Im Wesentlichen besonders mit Rücksicht auf das spätere Verhalten beim Jungfisch hat HAECKEL in genialer Conception das Richtige erkannt. Bis es aber dazu kommt, muss jener Nahrungsballen, der sich in centralen Makromeren des vegetativen Poles der Blastula angesammelt hat und deren Invagination verhindert, von den benachbarten, sich invaginirenden Entodermzellen durch die oben erwähnten secundären Dehiscenzen isolirt werden, dann erst kann sich die Gastrula bei ihrer Längenentwickelung über ihn vorschieben und ihn ins Innere aufnehmen. Das Entoderm umwächst aber den Nahrungsdotter nicht als geschlossene Schichte. Der Nahrungsdotter liegt auch eigentlich nicht in der Urdarmhöhle, sondern zunächst in der Urdarmwand. Er entspricht mit dem Keimsyncytium also einem Stück Urdarmwand des *Amphioxus*. Wenn er sich von der übrigen Darmwand losgelöst hat, dann entsteht in der letzteren eine Lücke, die erst verschlossen wird, wenn der Nahrungsdotter verarbeitet und aufgezehrt ist. Die Dotterzellenschichte des zweiblättrigen Selachierkeimes entspricht nach dem Obigen nicht dem inneren Keimblatte des *Amphioxus*. — In diesem Sinne ist also HAECKEL's Vergleich aufzufassen. Wir können dies auch in folgender Weise zum Ausdruck bringen. Stellen wir uns vor, es würde an einer *Amphioxus*-Gastrula ein centrales Feld der ventralen Urdarmwand durch Einlagerung von Dotterpartikelchen so aufgetrieben sein, dass es die Urdarmhöhle fast verdrängt und hernienartig durch den erweiterten Urmund nach aussen vortritt. Allmählich schiebt sich die Gastrulawand bei ihrem Flächenwachsthum über diese Vorwölbung hinweg, der Urmund verengt sich wieder. Wird nun dieser Nahrungsballen mitsammt den Zellen, in denen er aufgespeichert ist, resorbirt, dann wird die Urdarmhöhle wieder frei, und die benachbarten Entodermzellen schliessen sich wieder an der Stelle, wo der Nahrungsballen zwischen ihnen eingelagert war, zu einer continuirlichen Schichte zusammen. Bei den Amphibien vollzieht sich im Wesentlichen dasselbe, nur wird der Urmund nicht so weit gedehnt — wenngleich die Dotteransammlung beim Feuersalamander z. B. viel ansehnlicher ist, als bei einem pelagischen Teleostier.

Die Längenentwickelung der scheibenförmigen Gastrula vollzieht sich auch bei den Meroblastiern im Wesentlichen in derselben Weise, wie bei den Holoblastiern. Sie kommt zunächst in einer allseitigen Vergrösserung der Keimscheibe, in der Zunahme des Krümmungsradius des Urmundes zum Ausdruck. — Die Dottermasse übt bei meroblastischen Anamniern keinen so unmittelbaren Einfluss auf die Längenentwickelung aus, wie bei den holoblastischen Formen. Die Keimscheibe löst sich ja vom Dotter(syncytium schon frühzeitig ab und liegt demselben — wenn auch dicht angeschmiegt — auf. — Bei dotterreichen Meroblastiern, z. B. den Selachiern, kann sich der Keim in Folge des grossen Umfanges der Dotterzellenmasse vollkommen gestreckt entwickeln. — Dagegen ist die Anordnung des maximal ausgedehnten Urmundrandes geeignet, die Längenentwickelung zu beeinflussen. Der Umstand, dass der Urmund so weit geöffnet ist, die dorsale Urmundlippe in einem grossen Kreisbogen — man kann fast sagen geradlinig — in die benachbarten dorsolateralen Randabschnitte übergeht — schafft für die Längenentwickelung ganz eigenartige Bedingungen. Bei den Amphibien ist unter normalen Verhältnissen der Urmund zur Zeit seiner ersten Anlage am weitesten und verengt sich zusehends. Dabei dürfte das intussusceptionelle Flächenwachsthum der Gastrulawand bis zu einem gewissen Grade eine vis a tergo darstellen. — Beim meroblastischen Typus hingegen muss sich der Rand zuerst erweitern, dann kann er sich erst verengen. Dies hat zweifellos eine erhebliche Zunahme der Spannung des Randes zur Folge. Die Randspannung wird so lange andauern, bis die Dottermasse in ihrem grössten Umfange überwachsen ist. Wenn nun sämmtliche Randabschnitte sich im selben Tempo vorschieben, dann können sie sich, ohne einander zu behindern, in radiären Richtungen entfalten; bleibt aber ein Randabschnitt im Wachsthum zurück, so beeinflusst dies die nachbarlichen Abschnitte in erheblicher Weise. Dasselbe ist der Fall, wenn in irgend einem Abschnitte ein regeres Wachsthum herrscht.

Untersuchen wir nun junge Selachier- oder Teleostierkeimscheiben — gleich nach Beginn der Invagination, Stadium A nach BALFOUR (1878), Stadium I nach KOPSCH (1898) — so zeigt sich, dass der dorsomediane Abschnitt des Keimscheibenrandes knopfförmig vortritt. Verfolgen wir nun die weitere Gestaltung einer Selachierkeimscheibe, so zeigt sich schon nach kurzer Zeit (Stadium B nach BALFOUR), dass zwei paarige, unmittelbar neben einander gelegene Vorragungen entstanden sind, welche die sogenannte Randkerbe zwischen sich fassen.

Die einander zugekehrten Randabschnitte der beiden Vorragungen sind erheblich verdickt und gehen in eine zungenförmige, centripetalwärts vortretende Platte über. Auf Durchschnitten zeigt sich, dass diese Vorwölbung durch eine partielle Verdickung des ektodermalen Blastoderms (des Neuralfeldes Taf. LXXXIV, Fig. 4) hervorgerufen wird und dass in gleicher Ausdehnung auch die invaginirte Urdarmwand an Länge zugenommen hat. Die dorsale Urdarmwand verhält sich ebenso wie in correspondirenden Stadien der Amphibienentwickelung (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 20 und 29, 21 und 30). Ein Unterschied besteht nur darin, dass sie sich, wie bereits oben erwähnt, schon bei Beginn der Invagination von den benachbarten entodermalen Elementen des Keimsyncytiums loslöst und durch intussusceptionelles Wachsthum sich an der Oberfläche verlängert. Dabei schiebt sie die mit ihr zusammenhängende, zum Theil von ihr abgefurchte Dotterzellenschichte vor sich her. Aus dem vordersten Abschnitte der dorsalen Urdarmwand (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 3) entsteht ebenso wie bei den Amphibien die vordere und ventrale Wand des Kiemen- und des Vorderdarmes, die grossen Darmdrüsen (Leber, ventrale Pankreasanlagen). In diesem vorderen Abschnitte wird sie von einem mehrzeiligen Epithel gebildet. Am hinteren Abschnitte (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 4) erfolgt ebenfalls wie bei den Amphibien die erste Anlage des Mesoderms in paariger bilasteralsymmetrischer Anordnung zu beiden Seiten einer dorsomedianen Zone der Urdarmwand. Diese, anfänglich (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 4) kurzen axialen Mesodermkeime laufen nach den beiden Seiten hin am dorsolateralen Urmundrande aus. Diese Verhältnisse hat insbesondere ZIEGLER (1892, Taf. 3, Fig. 10) für *Torpedo* in sehr übersichtlicher Weise dargestellt. Bei *Scyllium* verhält es sich ebenso. Wir können also, wie bei Amphibien (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig 1, welche ein etwas älteres Entwickelungstadium darstellt), einen medialen axialen und einen lateralen peristomalen Abschnitt der scheinbar einheitlichen Mesodermursprungszone unterscheiden. Letzterer erscheint bei den Selachiern in Folge der grossen Ausdehnung des Urmundrandes absolut, nicht aber relativ viel länger. Der Uebergang dieser beiden Abschnitte erfolgt in diesem und allen folgenden Stadien am freien Ende (Scheitel) jener paarigen Vorragungen des Keimscheibenrandes, welche die ersten Anlagen der sogenannten Caudallappen darstellen. Der zwischen den beiden Ursprungszonen gelegene dorsomediane Abschnitt der dorsalen Urdarmwand repräsentirt das Chordablastem. Dieses reicht bis an die Scheitel der Caudallappen vor und schlägt sich im Bereiche der Randkerbe in die Neuralplatte um. Es ist anfangs V-förmig gestaltet.

Das intussusceptionelle Längenwachsthum der dorsalen Wachsthumszone (Neuralplatte und dorsale Urmundrand) macht nun rasche Fortschritte und erfolgt nach beiden Richtungen, centripetal- und centrifugalwärts (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 30, 31, Richtung der Pfeile). Die Neuralplatte verbreitert sich auch nach den beiden Seiten hin und schiebt sich gegen das Centrum der Keimscheibe vor (bei *Torpedo* [ZIEGLER] erreicht sie die dem animalen Pol der Amphibienblastula entsprechende Mitte der Keimscheibe bereits im Stadium D, bei Beginn der Abschnürung des Embryos). Die dorsale Urdarmwand bildet eine gegen den Dotter hin offene Rinne, die mit der Dotterzellenschichte zwar innig zusammenhängt, aber doch von dieser abgegrenzt werden kann. Diese Urdarmrinne ist vorne (central) ziemlich schmal (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 3, 4). Von ihren beiden Abschnitten zeigt namentlich der hintere (Fig. 4) — der dorsale sensu strict. — ein sehr rasches Längenwachsthum. Anfänglich, bei der ersten Entfaltung der axialen Mesodermkeime war er viel kürzer als die Neuralplatte. Der übrige vordere Abschnitt der dorsalen Urdarmwand(-rinne), der aus demselben Grunde

wie bei den Amphibien in die Wölbung der Urdarmhöhle eingeschaltet ist (vergl. p. 783) und die Anlage der ventralen Wand des Kiemen- und Vorderdarmes darstellt (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 1 und 3), hat sich zur sogenannten Grenzfalte (vordere Darmpforte) eingebogen. Die eigentliche dorsale Urdarmwand hat die Neuralplatte vollkommen eingeholt, die langgezogenen, axialen Mesodermkeime reichen ebenso weit wie die Neuralplatte, bis ans orale Darmende vor. Die axialen Mesodermkeime bleiben indess nicht lange einheitlich. Schon im Stadium C lösen sie sich im Bereiche einer intermediären Zone von der Urdarmwand, und dann erscheint die anfangs einheitliche Mesodermursprungszone in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt gesondert, welch' letzterer am Scheitel der Caudallappen in die peristomale Mesodermursprungszone umbiegt. VIRCHOW (1898) hat dieses Verhalten für *Syllium* reconstruirt (l. c. Fig. 1). Bei gewissen Selachiern (*Torpedo*) tritt der peristomale Mesodermkeim in seiner ganzen Ausdehnung schon sehr frühzeitig in Thätigkeit; so dass dann schon während der Abgliederung der ersten Dorsalsegmente ein ventral geschlossener Mesodermring zu Stande kommt. Die Ablösung der Mesodermflügel erfolgt bis an die Wurzel der Caudallappen. Die weitere Apposition erfolgt also von den Caudallappen aus nach vorn. Das in Folge der intussusceptionellen Verlängerung λ-förmig angeordnete Chordablastem ist noch in ganzer Ausdehnung in die dorsale Urdarmwand eingeschaltet. An der dorsalen Urmundlippe spaltet es sich in zwei im medialen Rande der beiden Caudallappen gelegene ganz kurze Schenkel, die zwischen den ebenfalls getheilten Enden der Neuralplatte und den axialen Mesodermkeimen eingeschaltet sind. In diesem Stadium erscheint also das appositionelle Wachsthum im Wesentlichen auf die beiden Caudallappen und den Rand der Incisura neurenterica localisirt. Von hier werden immer neue Abschnitte der Neuralplatte, der Chordarinne und des an diese seitlich anschliessenden Entoderms angelegt, welch' letzteres anfangs erst etwas weiter proximal die Chorda unterwächst. Von hier aus werden die Mesodermflügel durch stete Apposition verlängert. Die medialen Ränder der Caudallappen produciren die axialen Abschnitte (Dorsalsegmente und Seitenplatten), und zugleich liefern die unmittelbar anschliessenden peristomalen Mesodermkeime (für das von der terminalen Wachsthumszone gebildete Mesoderm i. e. des segmentirten Körperabschnittes) die ventralen Randstreifen. Diese reichen etwa bis an die Region der Pericardialsäcke (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 5, rot punktirt). Vorn schmal, gehen sie, nach hinten zu sich stetig verbreiternd, in das grosse, unmittelbar an die Seitenplatten anschliessende peristomale Mesodermfeld über. Dieses weit ausgebreitete, netzförmig aufgelöste Zellterritorium entspricht dem soliden, strangförmigen peristomalen Mesoderm des *Ceratodus* und liefert in derselben Weise wie dieses Blut- und Gefässanlagen. Es repräsentirt das Angiohämoblastem. Die terminale, scheinbar eingespaltene Wachsthumszone muss in dem Maasse, als sie nach vorn die Axengebilde apponirt, zurückweichen. Dabei zieht sie gewissermaassen die nachbarlichen Abschnitte des Urmundrandes mit sich und bildet mit ihnen die Caudallappen.

Der Umstand, dass die beiden Caudallappen am Rande der Keimscheibe vortreten, weist bereits darauf hin, dass diese Abschnitte sich rascher verlängern und lebhafter proliferiren, als die übrigen Randabschnitte. Würden diese gleichen Schritt mit ihnen halten, dann würde der Keimscheibenrand stets kreisförmig bezw. elliptisch bleiben, wie zu Beginn der Invagination. Es besteht also eine gewisse Wachsthumsdifferenz, die sich übrigens schon im Stadium A nach BALFOUR, im Auftreten jenes kielförmigen, dorsomedianen Vorsprunges des Urmundrandes manifestirt. Sie ist aber in den späteren Stadien entschieden noch grösser geworden, denn sonst würde sich das Verhalten des Keimscheibenrandes relativ nicht so sehr geändert haben, wie es thatsächlich der Fall ist. Es muss sich also in den auf das Stadium A folgenden Entwickelungsphasen die dorsale Wachsthumszone relativ noch mehr verlängert haben, als die übrigen Randabschnitte. — Je grösser nun diese Wachsthumsdifferenz wird, desto grösser muss die Randspannung werden. Letztere wird, wenn die dorsale Wachsthumszone geradlinig in der Medianebene vorwächst, grösser sein, als wenn diese, sich gabelnd, nach den beiden Seiten hin ausweicht. — Eine einfache Ueberlegung wird uns dies bestätigen. Was würde geschehen, wenn wir die beiden Caudallappen einander bis zur Berührung nähern könnten und dann sich selbst

überlassen würden? Wir werden keinen Augenblick darüber im Zweifel sein, dass sie wieder auseinanderweichen würden. — Warum? Weil wir durch einen solchen Eingriff die übrigen Randabschnitte in eine erhöhte Spannung versetzt hätten, die, wieder actuell geworden, die Caudallappen auseinanderzieht. — Dasselbe Moment ist nun vom Beginne der Längenentwickelung an wirksam. Im Stadium A überwindet die noch kurze terminale Wachsthumszone die Randspannung, sie bleibt einheitlich. Sobald aber schon im nächsten Stadium B die Wachsthumsdifferenz — bezw. die Randspannung — grösser wird, kommt es zu einer Divergenz des freien Endes der Wachsthumszone, zur Bildung der Randkerbe. Die caudalwärts zurückweichende terminale Wachsthumszone wird gewissermaassen nach den beiden Seiten hin abgelenkt, wo sich ihr ein geringerer Widerstand entgegenstellt. — Diese Ablenkung würde sofort aufhören und ausgeglichen werden, wenn die übrigen Randabschnitte die dorsale Wachsthumszone einholen würden. — Andererseits würde sie noch viel erheblicher sein, wenn die Wachsthumsdifferenz noch grösser würde. In einem extremen Falle, bei einem relativen Stillstand der Ausbreitung der übrigen Abschnitte der Keimscheibe könnte sogar eine Divergenz von 180° und darüber zu Stande kommen. — Dazu kommt es nun unter normalen Verhältnissen nicht, weil die Wachsthumsdifferenz bezw. die durch sie erhöhte Randspannung einen gewissen Grad nicht überschreitet. Unter normalen Verhältnissen greift nämlich die Spaltung nicht auf die Region vor, in der sich die Chorda dorsalis abschnürt bezw. vom Entoderm unterwachsen wird. (In der HERTWIG'schen Copie Fig. 387, nach ZIEGLER's [1892] Abb. 20, Taf. 4, ist der Spalt der Incisura neurenterica etwas zu lang ausgefallen.) Anfangs (Stadium B, C) divergiren die medialen Caudallappen unter einem Winkel von ca. 70—80°, dann nähern sie sich einander bis zur Berührung. Die Incisura neurenterica ist zu einem engen Spalt geworden. Dieses Verhalten kommt durch eine vicariirende Verlängerung der seitlichen Ränder der Caudallappen zu Stande, wodurch die terminale Appositionszone, der axiale Keimbezirk dem Einfluss der Randspannung entzogen wird. Damit sind nun die Bedingungen zu Wiedervereinigung der scheinbar eingespaltenen, in Wirklichkeit aber auseinandergewachsenen, divergirenden Abschnitte der dorsalen Urmundlippe gegeben. Es kommt nun unter ganz typischen Erscheinungen der Concreszenz zur Bildung einer einheitlichen dorsomedianen Appositionszone. Diese Verwachsung erfolgt in craniocaudaler Richtung und setzt an der Incisura neurenterica ein. Es vereinigen sich die beiden Hälften des Chordablastems und der Neuralplatte, denn nur an diesen kam die Divergenz unmittelbar zum Ausdrucke. Bevor noch die relative Rumpflänge erreicht ist, hat diese axiale Naht (VIRCHOW, 1895) bereits das terminale Ende der Wachsthumszone erreicht.

Es hat sich also gezeigt, dass die sogenannte Einspaltung — besser Divergenz oder partielle Bifurcation der Urmundlippe bezw. der terminalen Wachsthumszone, die Bildung der Incisura neurenterica ein durchaus secundärer Vorgang ist, der durch eine seitliche Ablenkung der Längenentwickelung herbeigeführt wurde. Der Grad der Einspaltung ist von ganz untergeordneter Bedeutung und wird von der Intensität des einwirkenden Momentes, der durch die Wachsthumsdifferenz hervorgerufenen Randspannung bestimmt. Ob nun die Einspaltung auf die Wachsthumszone selbst beschränkt bleibt, oder auch auf die apponirten Gebilde, insbesondere die Chorda dorsalis übergreift — ist ganz nebensächlich. Solchen graduellen Unterschieden kommt gar keine weitere Bedeutung zu, sofern sie wieder in normaler Weise zur Reparation kommen. Unterbleibt dies aber, dann können Spaltbildungen — Spina bifida-Embryonen — resultiren, die bekanntlich bei den Selachiern, offenbar in Folge der Constanz der Compensationseinrichtungen, zu den grössten Seltenheiten gehören.

Eine zweite, ebenfalls in distaler Richtung fortlaufenden Nahtbildung vereinigt die beiden Medullarwülste zum Medullarrohr. Am terminalen Ende der Medullarwülste, am Scheitel der wieder vereinigten Caudallappen greift nun diese Nahtbildung auch auf die seitlichen (dorsolateralen) Urmundränder über, die bis dahin — so wie die übrigen seitlichen und ventralen Randabschnitte — flach dem Dotter aufgelagert waren. Durch

diese sogenannte ventrale Naht (VIRCHOW) werden nun die Caudallappen allmählich aufgerichtet, so dass die zwischen den axialen und peristomalen Mesodermkeimen gelegenen Entodermabschnitte in sagittale Ebenen zu liegen kommen. Die ventrale Naht greift nun in proximaler Richtung bis gegen die Körpermitte vor und bildet so die hintere Darmpforte. Von hier setzt sie sich dann als Dottersacknaht auf die Area extraembryonalis fort. Auch die Abschnürung des Embryos wird durch diese Nahtbildung eingeleitet. — Die Nahtbildung selbst erfolgt auf der ganzen Strecke in derselben Weise. Es vereinigen sich die Firsten, jener faltenförmig aufgeworfenen, ausschliesslich vom Ektoderm gebildeten Säume in der im Schema der Textfigg. 205 (204) und 199 dargestellten Weise (Prostomanaht). So kommt es, dass bei der nun folgenden, ebenfalls in caudocranialer Richtung fortschreitenden Ablösung der einschichtigen äusseren Ektodermanlage zwischen den beiden peristomalen Mesodermkeimen (im Appositionsgebiete) ein ganz schmaler Ektodermstreifen die ventromediane Wand des abgeschnürten Rohres bildet. Diesen Befund habe ich sowohl bei *Scyllium* wie bei *Acanthias* mit aller Sicherheit erheben können. Das Photogramm Fig. 378 des HERTWIG'schen Handbuches giebt ihn ganz getreu wieder, während die Copie nach VIRCHOW (Fig. 37) dieses Verhalten weniger deutlich erkennen lässt. Dieses eigenartige Verhalten des Urmundrandes ist übrigens an dessen ganzem Umfange nachweisbar. Die nach RABL's trefflichen Abbildungen hergestellten Copien lassen es ebenfalls deutlich erkennen. Es vereinigen sich also bei der ventralen (Prostoma-) Naht nicht die peristomalen Mesodermkeime, sondern jene Ektodermfalten, welche die sogenannten peristomalen Mesodermursprungszonen überragen. — Nach erfolgter Ablösung des oberflächlichen Ektoderms und des peristomalen Mesoderms bestehen dann Verhältnisse, wie sie im Schema der Textfig. 199 (linkerseits) dargestellt sind. Nach der Abschnürung bezw. Unterwachsung der axialen Mesodermflügel und der Chorda wird die Wandung des Rohres dorsal und zu beiden Seiten vom Entoderm, ventral, im Bereiche einer ganz schmalen Zone aber vom Ektoderm gebildet. — Dieses Rohr wird nun in den späteren Stadien nach erfolgter Trennung der Naht von der terminalen Wachsthumszone aus in dieser Zusammensetzung nach vorn apponirt und auf diese Weise weiter verlängert. Es weist von der terminalen Wachsthumszone bis zur hinteren Darmpforte durchaus denselben Bau auf. — Die peristomalen ventralen (Ursprungs-)Ränder der Mesodermflügel treten bis auf ihre distalen (dorsolateralen) Abschnitte aus dem Verbande des Urmundrandes bezw. des ventralen Rohres aus. Bei der weiteren Längenentwickelung werden die ventralen peristomalen Randstreifen jedoch ebenso wie bei *Ceratodus* von jenen der terminalen Wachsthumszone angehörigen distalen (dorsolateralen) Abschnitten des peristomalen Mesodermkeimes, zugleich mit den axialen Mesodermflügeln nach vorn apponirt (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 10). Sie lösen sich in craniocaudaler Richtung fortschreitend in freie Mesodermzellen auf, die unter dem ventralen Rohre zusammentreffen und sich hier in der von RÜCKERT (1887) geschilderten Weise zur Bildung der Vena subintestinalis vereinigen. Diese Vereinigung der freien Mesodermzellen unterbleibt jedoch an einer ganz circumscripten Stelle, woselbst dann in einer von VIRCHOW (1895) genauer angegebenen Weise das ventrale Rohr mit dem Ektoderm neuerlich verschmilzt. Die so entstehende Aftermembran zeigt dann erst die Grenze zwischen dem Rumpf- und dem Schwanzabschnitte des ventralen Rohres an. Diese beiden Abschnitte verhalten sich nun in ihrer weiteren Gestaltung verschieden. Der vordere, bis zur hinteren Darmpforte reichende Abschnitt bildet einen Theil der Darmanlage (Spiraldarmepithel), der hintere repräsentirt den Canalis neurentericus, obliterirt und verschwindet in craniocaudaler Richtung. Sein distales Ende bleibt am längsten erhalten und weitet sich vorübergehend unter Bildung des sogenannten Schwanzbläschens aus.

Die Gestaltung und Zusammensetzung der terminalen Appositionszone ist bei den Selachierembryonen nach erfolgter Nahtbildung — also noch während der Anlage des Rumpfes dieselbe wie bei *Ceratodus*. (In den früheren Stadien erscheint sie gewissermaassen median eingespalten.) Durch das Vorhandensein eines Canalis neurentericus ist die Abgrenzung der einzelnen Componenten im Inneren sogar wesentlich erleichtert. An der äusseren Oberfläche bietet sich genau dasselbe Bild dar, wie es von einem *Ceratodus*-Embryo

auf Taf. LVII/LVIII, Fig. 8, 12, 14—17 dargestellt ist. An der Stelle, wo das Neuralrohr in den Canalis neurentericus umbiegt, setzt sich die ventrale Wand des ersteren in die dorsale Wand des letzteren fort, die im Bereiche der Wachsthumszone vom Chordablastem und dem nach vorn unmittelbar an dieses anschliessenden Entoderm gebildet wird (vergl. Textfig. 173 mit Textfig. 202). Diese Umbiegungsstelle verhält sich also während der ganzen Längenentwickelung wie die dorsomediane Zone eines primitiven Urmundrandes — bezw. wie die Randkerbe. Die seitlich vom Chordablastem gelegenen, mit einer Längsseite an dieses angrenzenden axialen Mesodermkeime sind durch die Aufrichtung der Caudallappen aus ihrer ursprünglichen Einstellung in sagittale Ebenen gedrängt worden, und bilden nun im Bereiche der terminalen Wachsthumszone die Seitenwände des Canalis neurentericus. Die Umlagerung der Mesodermkeime vollzieht sich in derselben Weise wie bei *Ceratodus*. Dies lässt auch auf dieselbe Ursache (Wachsthumsdifferenz zwischen den dorsalen und seitlichen Abschnitten des Urmundes bei Beginn der Schwanzentwickelung) schliessen. Die axialen Abschnitte liegen dann dorsal und caudal, die allmählich sich verschmälernden peristomalen Ausläufer ventral und cranial. Auf Querschnitten durch die Schwanzanlage erscheint daher (in craniocaudaler Richtung) zuerst der peristomale, dann der axiale Abschnitt des Mesodermkeimes (vergl. ZIEGLER [1892] Taf. 4, Fig. 24 III bezw. Fig. 24 V). Ich betone nochmals, dass die peristomalen Abschnitte der paarig angeordneten terminalen Mesodermkeime sich durch alle Entwickelungsstadien auf die im Stadium B nach BALFOUR unmittelbar an die im medialen Rande der Caudallappen gelegenen axialen Mesodermkeime sich anschliessenden dorsolateralen, zuerst auftretenden Abschnitte des peristomalen Mesoderms zurückführen lassen. Es sind dieselben Keimabschnitte. Die Stelle, wo der mediale in den seitlichen Rand der Caudallappen umbiegt bezw. der axiale Mesodermkeim in den peristomalen Mesodermkeim sich fortsetzt, lässt sich also durch alle Entwickelungsstadien hindurch bis an die Schwanzspitze verfolgen. Die seitlich angrenzenden und ventralen Abschnitte des peristomalen Mesodermkeimes proliferiren wie bei *Ceratodus* nur kurze Zeit, dann lösen sie sich, wie oben erwähnt wurde, von den — bei Selachiern so ausgedehnten — durch Concreszenz (Prostoma-Dottersacknaht) sich vereinigenden Urmundrändern ab. Jener dorsolaterale Abschnitt jedoch bleibt aber während der ganzen Entwickelung bestehen und producirt die ventrale, gefässbildende Randzone des Schwanzmesoderms (caudaler Abschnitt des Angiohämoblastems). Solange die relative Rumpflänge noch nicht erreicht ist, ragt der axiale Mesodermkeim weiter proximalwärts vor als der peristomale (wie bei *Ceratodus*, vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 8); sobald aber das Wachsthum der Dorsalseite überwiegt und die Ventralseite zurückbleibt, ändert sich dieses Verhalten in der vorhin angegebenen Weise. Die axialen Mesodermkeime treten caudalwärts vor und ziehen die peristomalen Ausläufer gewissermaassen nach. — Die axialen Mesodermkeime grenzen schon von ihrem ersten Auftreten an mit ihrer Schmalseite, der peristomale, während einer gewissen Entwickelungsphase hufeisenförmig angeordnete Keim stets mit seiner Längsseite an das Ektoderm des Urmundrandes.

Nachdem sich die dorsolateralen Urmundränder im unmittelbaren Anschlusse an die Medullarnaht mit einander vereinigt haben, werden sowohl die axialen wie die restlichen peristomalen Mesodermkeime durch einen schmalen, medianen Ektodermstreifen mit einander mittelbar verbunden. Dieser Streifen bildet die Fortsetzung der Medullarnaht bezw. der dorsalen Wand des Medullarrohres und die caudoventrale Wand des Canalis neurentericus. — Es kommt also in dieser Region durch Nahtbildung dassselbe Verhalten zu Stande, welches bei *Ceratodus* — in wahrscheinlich ursprünglicherer Weise — ohne solche entsteht (vergl. Schema Textfig. 199). Das an der Nahtstelle gelegene, die beiderseitigen Mesodermkeime von einander trennende Ektoderm bildet im Bereiche der Schwanzknospe eine kielförmig ins Lumen vortretende Verdickung, die auch aus den Photogrammen, Fig. 374—376 des HERTWIG'schen Handbuches (I) deutlich ersichtlich (an der Schwanzwurzel schief getroffen) ist. Das Entoderm schliesst beiderseits von vorne an den Mesodermkeim an und erscheint ventromedian durch jenen ektodermalen Streifen unterbrochen (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 14). Bei der Anlage des Schwanzes — möglicher

Weise auch eines distalen Rumpfabschnittes — apponirt die terminale Wachsthumszone die sämmtlichen Organanlagen gewissermaassen als fertige Componenten nach vorn: das Neuralrohr, die bereits isolirte Chorda, die ento-ektodermale Verlängerung des ventralen Canales (Enddarm, Canalis neurentericus), die axialen Mesodermflügel mit ihren ventralen peristomalen Randstreifen. Letztere differenziren sich in ihrer ganzen Ausdehnung in der oben angegebenen Weise zur Vena subintestinalis. In diesen Stadien tritt also das rein appositionelle Wachsthum des Keimes für die Axenorgane des Embryos in sehr deutlicher Weise in Erscheinung. In früheren Stadien war dies nicht in so markanter Weise der Fall. — Am Beginne der Längenentwickelung hat sich die dorsale Wachsthumszone intussusceptionell entfaltet. Erst allmählich vollzog sich der Uebergang des einen Typus in den anderen. Beim Beginne der Schwanzentwickelung kommt es dann zu der vorerwähnten Umlagerung der Appositionszone (speciell der Mesodermkeime), die nun, der allmählichen Verjüngung des Körpers entsprechend, successive an Umfang abnimmt. — Ihre absolute Längenausdehnung gewinnen die apponirten Gebilde vor allem durch intussusceptionelles Wachsthum.

Die ventrale Darmwand kommt nach dem Angegebenen bei den Selachiern in einer ganz eigenartigen Weise zu Stande. Vor allem überrascht der eine Befund, dass in dieselbe ein minimaler, aber doch thatsächlich vorhandener ektodermaler Zellstreif eingelagert ist. Dies lässt sich nach erfolgter Ablösung der — gleichfalls abnormer Weise — anfänglich eingeschalteten seitlichen Ursprungszonen des peristomalen Mesoderms nicht mehr positiv nachweisen, weil das Ektoderm und das Entoderm eine gleichartige Beschaffenheit gewinnen und sich in vollkommen übereinstimmender Weise zum definitiven Darmepithel differenziren. Am Dottergange ergeben sich dieselben Verhältnisse. Diese eigenartige Erscheinung ist lediglich auf den einen Umstand zurückzuführen, dass der ventrale (vordere) Urmundrand und die Ventralseite überhaupt bei den Selachiern relativ so erheblich im Wachsthum zurückbleiben. Würde er mit der dorsalen Lippe so wie beim *Amphioxus* annähernd gleichen Schritt halten, dann müsste er bis zur Beendigung des relativen Längenwachsthumes des Rumpfes der dorsalen Urmundlippe (terminalen Wachsthumszone) gegenüberliegen. Die Afteröffnung (der nach Ausbildung des Canalis neurentericus überbleibende ventrale Urmundabschnitt) müsste stets relativ denselben Durchmesser aufweisen. Dieses wird nun den ventralen und seitlichen Randabschnitten des Urmundes durch die kolossale Dotteransammlung unmöglich gemacht. Diese Randabschnitte zeigen im absoluten Sinne gegenüber der dorsalen Lippe, die nur um relativ sehr wenige Winkelgrade des medianen Eiumfanges zurückweicht (indem sie nach vorn die Axenorgane apponirt), ein viel rascheres und lebhafteres (intussusceptionelles und marginal-appositionelles) Wachsthum, als die letztere. Aber dennoch vermögen sie die ventralexcentrisch — gewissermaassen in der ventralen Urdarmwand — aufgespeicherte Dottermasse bei ihrer Flächenentwickelung nicht zu bewältigen und bleiben daher relativ im Wachsthum zurück. Diese relative Wachsthumsdifferenz — in diesem Sinne sind meine obigen Angaben über die Bildung der Caudallappen zu verstehen — wird von der Dorsalseite nach der Ventralseite immer grösser. — Die ventrale Urmundlippe (der vordere Keimscheibenrand) überwächst nicht einmal drei Quadranten des medianen Umfanges der eiförmigen Dottermasse. Den noch übrigen Abschnitt nimmt eine langgezogene ventrale Urmundspalte ein, die bis an den Scheitel der terminalen Wachsthumszone reicht. — Eine Reparation dieses Zustandes kommt nun in der oben angegebenen Weise durch eine Verschmelzung (secundäre Vereinigung) der Urmundränder zu Stande. Diese prostomiale Nahtbildung schreitet im unmittelbaren Anschlusse an die Medullarnaht in caudocranialer Richtung fort und erfolgt auch in genau derselben Weise wie diese. Nachdem die letztere allgemein als Nahtbildung aufgefasst wird, so kann auch die ventrale Urmundnaht unbedenklich als eine Concrescenz- oder besser Connascenz-Erscheinung (VIRCHOW) — und nicht etwa als ventralexcentrische Verengung — aufgefasst werden. Es handelt sich um eine fortlaufende Naht. Nur im Bereiche der Area extraembryonalis verschmelzen grössere Abschnitte der ventrolateralen Urmundränder zugleich. — Da nun der Urmundrand in seiner ganzen Ausdehnung denselben Bau aufweist, so muss auch die Nahtstelle auf der ganzen Strecke dieselbe Beschaffenheit zeigen und

aus denselben Componenten zusammengesetzt sein. Die Naht erfolgt im Rumpfgebiete nicht anders, als im Schwanzgebiete, und daraus ergiebt sich weiter, dass auch der betreffende Abschnitt des abgeschnürten ventralen Rohres — ein Theil der Anlage des Rumpfdarmes — dieselben Wandabschnitte aufweist, wie der Canalis neurentericus im Schwanzgebiete. So kommt es, dass in der ventralen Darmwand ein medianer ektodermaler Zellstreifen und ursprünglich, vor Ablösung der betreffenden Abschnitte des peristomalen Mesoderms zwei ventrolaterale, paarig angeordnete Mesodermkeime enthalten sind. Letztere lösen sich los, ersterer bleibt aber — wenigstens theoretisch — erhalten. In diesem Verhalten documentirt sich das atypische Geschehen. — Unter normalen Verhältnissen, wenn die ventrale Lippe bei der Längenentwickelung der Gastrula mit der dorsalen gleichen Schritt halten kann, erscheint ein derartiger Zustand unmöglich. Die ventrale Darmwand wird (in ihrem epithelialen Abschnitte) ausschliesslich vom Entoderm gebildet, der peristomale Mesodermkeim ist in den ventralen Afterrand eingeschaltet, und jener langgezogene, bis ans ventrale Ende der Dottersacknaht reichende Ektodermstreif wird von den ventralen und ventrolateralen Abschnitten der lippenförmigen ektodermalen Begrenzung der engen Afterspalte repräsentirt. Der bei der Abschnürung des Embryos entstehende Dottergang würde ausschliesslich vom Entoderm gebildet werden. So erscheint uns also jener ektodermale Zellstreif in dem ventralen Epithel der Rumpfdarmanlage als ein interessantes Relict jener eigenartigen, durch die Dotteransammlung verursachten Modification des normalen, typischen Geschehens. — Bei der Berücksichtigung dieser Verhältnisse zeigt es sich, wie gewagt es war, auf Grund der Befunde an den Selachiern die Concrescenztheorie als ein allgemein giltiges Gesetz zu vertreten. Gewiss finden bei den Selachiern Concrescenzerscheinungen statt. Aber die axialen Keimbezirke, die sich nach der Auffassung der Concrescenztheoretiker primär mit einander vereinigen, sind nur die divergirenden Hälften eines ursprünglich einheitlichen und unpaaren terminalen Keimes für sämmtliche Axengebilde des Embryos, der sich in Anpassung an gewisse, die gerade Längenentwickelung nach den beiden Seiten hin ablenkende Widerstände eine Zeit lang in divergirenden Richtungen entfalten — bezw. zurückweichen musste.

Dieser Umstand, dass ein präanaler Rumpfabschnitt bei den Selachiern in derselben Weise angelegt wird, wie der Schwanzabschnitt des Körpers, hat in der Literatur eine nicht unerhebliche Verwirrung verursacht, die schliesslich zum Vorschlage führte, den Ausdruck „Schwanz“ den descriptiven Zoologen zu überlassen und bei Fragen der Entwickelung, wenigstens der Selachier, nur in einem ganz unbestimmten Sinne vom Schwanz zu sprechen. Dies würde nun wohl etwas zu weit führen. Die für die gesammte Wirbelthierreihe giltige feste Marke zur proximalen Abgrenzung des Schwanzes ist die After- bezw. Cloakenregion, und diese ist ja bekanntlich auch bei den Selachiern vorhanden. Es wurde bereits oben, bei Besprechung der Schwanzentwickelung des *Ceratodus* darauf hingewiesen, dass der Schwanzabschnitt des Körpers schon bei seiner Anlage dadurch charakterisirt ist, dass die Ventralseite der Gastrula, vor allem die ventralen und seitlichen Abschnitte des Urmundrandes am Aufbau des Schwanzes unbetheiligt sind und nach beendigter relativer Längenentwickelung des Rumpfes stationär bleiben. Es handelt sich also bei der Schwanzentwickelung um ein einseitiges Andauern der dorsalen Verlängerung bezw. der Appositionsthätigkeit der dorsalen Urmundlippe (terminalen Wachsthumszone). Das zeitliche Ausmaass des Ueberwiegens der Dorsalseite (bezw. der appositionellen Entfaltung des Keimes für die Axenorgane) bestimmt die Länge des Schwanzes. — Da nun bei den Selachiern die ventrale Urmundlippe (der vordere Keimhautrand) nicht an der Bildung der ventralen Begrenzung des Afters theilnimmt, vielmehr weit von diesem entfernt. stationär bleibt und die seitlichen Urmundränder vicariirend durch ihre Verschmelzung die Ventralseite verlängern, so wird die Lage des Afters und damit die proximale Grenze des Schwanzes nur scheinbar durch andere Momente und Correlationen bestimmt, als bei dotterärmeren Formen, deren Ventralseite bis zur Beendigung der Längenentwickelung des Rumpfes mit der Dorsalseite entweder gleichen Schritt hält (*Amphioxus*) oder dieselbe wenigstens einholt (*Ceratodus*). — Die Umlagerung der Mesodermkeime kennzeichnet aber auch bei den Selachiern den Beginn der Schwanzentwickelung. Das Atypische in der Entwickelung der Selachier besteht

also in der Entstehungsweise der zwischen dem Dottergang und dem Anus gelegenen ventralen Rumpfwand. — Diese Erscheinungen werden lediglich durch die — relativ geradezu kolossale — Ansammlung des Dotters bedingt. Bei *Ceratodus* war es noch möglich, die relativ geringe Behinderung der Längenentwickelung der Ventralseite — die schon während der Rumpfentwickelung bestehende Wachsthumsdifferenz zwischen Ventral und Dorsal ohne Nahtbildung auszugleichen. Es war noch möglich, die ventrale Urmundlippe in den ventralen Afterrand umzuwandeln. Der Ausgleich ward durch die Verlängerung des Umschlages der neurenterischen Naht vollzogen. Ob nun die mit der Entstehung und Verlängerung des Schwanzabschnittes immer grösser werdende Wachsthumsdifferenz, zwischen der die Axenorgane nach vorn apponirenden dorsalen Wachsthumszone und dem stationär bleibenden ventralen Afterrande durch eine Connascenz der seitlichen Ränder einer sich immer mehr in caudaler Richtung verlängernden Urmund- (neurenterischen) Spalte oder in der für *Ceratodus* geschilderten Weise ausgeglichen wird, ist im Allgemeinen vollkommen gleichgiltig. Beim *Amphioxus* könnte die Anlage des ganz kurzen Schwanzes ebenso gut den einen wie den anderen Weg einschlagen. Sie folgt dem letzteren Wege, der anscheinend der kürzere ist. Es handelt sich hierbei also nur um Modificationen eines und desselben wesentlichen Vorganges.

Für die Beurtheilung der Verhältnisse bei den Selachiern ist es ferner irrelevant, wann die ventrale Nahtbildung einsetzt — ob beim Embryonen mit 100 oder nur mit 20 Dorsalsegmenten, also noch während der Längenentwickelung des Rumpfes. Mit anderen Worten: ob die ganze (hintere) Ventralseite oder nur ein proximaler Abschnitt derselben durch wirkliche Connascenz entsteht — und im letzteren Falle ein distaler Abschnitt jenes ento-ektodermalen Darmabschnittes von der terminalen Wachsthumszone aus als geschlossenes Rohr nach vorn apponirt wird. — Es wurde bereits bei der Darstellung der Schwanzbildung bei *Ceratodus* darauf hingewiesen, dass es nicht gerechtfertigt ist, von einem postanalen Darm zu sprechen und nur einen zwischen diesem und dem Medullarrohr, im Bereiche der terminalen Wachsthumszone gelegenen Canalabschnitt als Canalis neurentericus zu bezeichnen. Vielmehr ist die ganze zwischen dem After (Enddarm) und dem Medullarrohr eingeschaltete Strecke — gleichviel ob diese nun rinnen-, gang- oder strangförmig gestaltet ist — als neuroenterisches Gebilde zu betrachten. Anfangs ganz kurz, nimmt es bei der weiteren Längenentwickelung des Schwanzes an Länge zu und verliert unter allen Umständen sein Lumen, dann verfällt es in craniocaudaler Richtung der Rückbildung. — Dass bei den Selachiern in Folge der atypischen Gestaltung des Urmundrandes — in letzter Linie durch die kolossale Dotteransammlung verursacht — ein distaler Darmabschnitt in derselben Weise angelegt wird, wie der Canalis neurentericus, ist ein meine oben vertretene Auffassung geradezu bestätigendes Verhalten. — Die Verlängerung des Canalis neurentericus ist also eine Folgeerscheinung der Schwanzentwickelung, gewissermaassen eine Ausgleichserscheinung zwischen der Dorsal- und Ventralseite. Sobald der neurenterische Strang der Rückbildung verfällt, hat sich der Zusammenhang zwischen der dorsalen und ventralen Urmundlippe gelöst. Erstere ist damit vollkommen selbständig geworden und hat sich von der letzteren definitiv frei gemacht. — Es wäre vollständig verfehlt, dem Canalis neurentericus eine weitere Bedeutung für den Organismus zuzuschreiben. Bei keiner normal entwickelten Thierform wird sich je im ausgebildeten Zustande ein Canalis oder eine „Cloaca neurenterica" erhalten können. Insofern gehören die neurenterischen Gebilde auch nicht zu den rudimentär gewordenen Formationen.

Nun können wir auch VIRCHOW (1895) auf die von ihm aufgeworfene Frage: ob sich das „Wachsthum des Schwanzes im Wesentlichen nach dem gleichen Modus vollzieht, wie das des Rumpfes, oder nach einem eigenen Modus, ob also der Schwanz im morphologischen Sinne eine Fortbildung des Rumpfes oder so zu sagen eine Neubildung ist" (p. 105), eine ganz präcise Antwort geben: Der Schwanz ist die Fortsetzung der Dorsalseite des Rumpfes; die Ventralseite, insbesondere die ventrale Hälfte, ja noch mehr, die gesammten mittleren Drittel der Seitenhälften des Urmundes sind an der Schwanzbildung vollkommen unbetheiligt. —

VIRCHOW hat in dem betreffenden Vortrage auch die Stellung der Concrescenztheorie zu den Wachsthumserscheinungen am Schwanze sehr treffend gekennzeichnet: „Die Vorstellung, dass die Schwanzbildung von der Rumpfbildung principiell verschieden sei, hat durch die Concrescenzlehre eine besonders scharfe Betonung erfahren, durch die Lehre, dass Theile des Keimhautrandes sich Schritt für Schritt an das hintere Körperende anfügen und dass dadurch der Embryo in die Länge wachse, dass dagegen der Schwanz erst in dem Momente auftrete, wo diese Concrescenz von Randstreifen aufhöre. Wenn sie richtig wäre, so wäre allerdings der Unterschied zwischen der Bildung des Rumpfes und der des Schwanzes ein sehr tiefgreifender, denn für die Bildung des Rumpfes würde das Material bereits fertig im Keimhautrande vorhanden sein, die beiden Hälften würden sich nur durch Zusammenlegung vereinigen müssen, ohne Vermehrung des Materiales, der Schwanz dagegen würde hervorsprossen von einem sehr beschränkten Materiale aus und sich trotzdem zu bedeutender Länge entwickeln“ (p. 106).

KOPSCH (1898) hat an *Scyllium*-Embryonen zur Prüfung der Concrescenztheorie einige Versuche angestellt, auf die ich in Kürze hinweisen möchte. Der „Aufreihungshypothese“ von HIS stellt KOPSCH mit vollem Erfolge das Ergebniss einer Verletzung entgegen, welche am Keimscheibenrande, etwas seitlich von den Caudallappen gesetzt wurde. Wie vorauszusehen war, betrifft dieser Defect lediglich eine Stelle des peristomalen Mesodermkeimes und hat daher keinen Ausfall an den Axengebilden zur Folge. Er hindert wohl die Keimscheibe an ihrem zum Theil appositionellen Flächenwachsthum, im Uebrigen wurde der Embryo hierdurch nicht geschädigt. — Wurde hingegen im Stadium B nach BALFOUR die Randkerbe seitlich der Medianebene operirt, dann unterblieb die Ausbildung der Axenorgane der betreffenden Rumpfhälfte, die Kopfanlage ward jedoch in ihrer Entwickelung nicht gestört. Als der Keim nach 3 Tagen im Stadium C nach BALFOUR, also zu einer Zeit, wo das intussusceptionelle relative Längenwachsthum des Kopfes noch lange nicht abgeschlossen war, conservirt wurde, betraf der Defect ungefähr die hintere Hälfte der Anlage des Embryos (vergl. Fig. 9). Bei einer dritten Keimscheibe wurden ebenfalls beim ersten Auftreten der Randkerbe an der Convexität der Anlagen der Caudallappen Verletzungen gesetzt. Der betreffende Schenkel der terminalen Wachsthumszone blieb in Folge dessen nur in einem schmalen medialen Abschnitt erhalten und konnte einen rudimentären Streifen der Neuralplatte (sowie des Chordablastems und der axialen Mesodermflügel?) produciren. Dieser Streifen erreichte daher nicht die Länge der gegenüberliegenden correspondirenden Abschnitte. — Aus diesen Versuchen geht hervor, dass zur Zeit des ersten Auftretens der Randkerbe die terminale Wachsthumszone bereits in zwei Schenkel getheilt ist, und die Verletzung eines dieser Schenkel ausgedehnte Defecte in den axialen Gebilden der betreffenden Rumpfanlage zur Folge hat. Die Entfaltung der Wachsthumszone nach vorn wird durch solche Eingriffe nicht gestört.

In den schematischen Skizzen, welche KOPSCH zur Erläuterung seiner Versuchsergebnisse entworfen hat, finde ich die erhebliche intussusceptionelle Längenentwickelung der im Stadium A nach BALFOUR noch ganz engumschriebenen, marginal gelegenen Kopfanlage — wenn wir bei so jungen Keimscheiben überhaupt von einer solchen sprechen dürfen — bezw. des axialen Keimbezirkes nach vorn hin viel zu wenig berücksichtigt. KOPSCH lässt von einem mittleren marginalen Abschnitt der Randkerbe lediglich den vor dem Infundibulum gelegenen Kopfabschnitt gebildet werden, die Axenorgane des gesammten übrigen Körpers sollen in diesem Stadium bilateralsymmetrisch angeordnet sein. KOPSCH glaubt nämlich, dass die Chordaanlage ausschliesslich in den einander zugekehrten Randabschnitten der Kerbe gelegen sei, und folgert daraus, dass die Axengebilde. soweit die Chorda nach vorn reicht, durch die Vereinigung der beiden Hälften der Wachsthumszone zu Stande komme. KOPSCH motivirt dies damit, dass bei den Tunicaten ein solcher Zustand der Chordaanlage bestehen soll. Die Tunicaten (speciell die Ascidien) weisen aber bekanntlich hinsichtlich der Anordnung des Urmundes ganz eigenartige Verhältnisse auf, die auch von denen des *Amphioxus* abweichen. Es wird noch genauer zu ermitteln sein, ob nicht bei diesen Formen gewisse Ablenkungen der Längenentwickelung bestehen. —

Bekanntlich sind aber weder die Tunicaten, noch der *Amphioxus* Cranioten. Wenn sich eine *Amphioxus*-Gastrula unter ähnlichen Verhältnissen entwickeln und verlängern müsste, wie die Keimscheibe eines meroblastischen Anamniers, dann würde das Schema von KOPSCH vielleicht das Richtige treffen. Ein axialer, schon von vornherein unpaarer, dorsomedian angelegter Chordaabschnitt müsste aber unter allen Umständen vorhanden sein. Es wurde bei der Erörterung der einschlägigen Befunde an *Ceratodus* und den Amphibien eine Reihe von Gründen angeführt, die dafür sprechen, dass sich jene dorsale Wachsthumszone auch nach vorn, in centripetaler Richtung (gegen den animalen Pol hin) verlängert und auf diese Weise die Kopfanlage bildet. Würde die Annahme von KOPSCH richtig sein, dann müsste an der in Fig. 9 (p. 65) abgebildeten Keimscheibe der Defect viel weiter vorn sitzen, denn die Infundibularregion der Hirnplatte, welch' letztere im Stadium C übrigens noch lange nicht ihr relatives Längenwachsthum beendigt hat, liegt doch ganz vorn an der löffelförmigen Verbreiterung der Neuralplatte. Im Stadium B nach BALFOUR, also beim ersten Auftreten der Randkerbe, an dieser schon die Stelle der späteren Infundibularregion anzugeben, scheint mir doch ein einigermaassen gewagtes Beginnen zu sein. Nach meinem Dafürhalten können wir in diesem Stadium B, in welchem sich bereits die seitliche Ablenkung der Längenentwickelung bemerkbar macht, überhaupt noch nicht einmal die Anlagen der grossen Körperabschnitte abgrenzen. Der Keim für sämmtliche, speciell aber für die aus der Urdarmwand hervorgehenden Axenorgane des Embryos wird im Stadium B, zu Beginn der Invagination von einem ganz eng umschriebenen Zellterritorium repräsentirt, in welchem lediglich die einzelnen Organanlagen — Neuralplatte, Chordablastem, axiale Mesodermkeime, Entoderm — in der im Schema auf Taf. LXXXIV, Fig. 4 und 1 dargestellten Weise — ganz approximativ abgrenzbar sind. Die weitere Entwickelung besteht zunächst nur in einer Verlängerung dieser neben und unter einander liegenden Organanlagen, und es erscheint daher zunächst nur möglich, die Richtungen, in welchen diese Verlängerung erfolgt, festzustellen. Mehr kann weder von der morphologischen noch von der experimentellen Untersuchung so junger Stadien gefordert und erwartet werden. — KOPSCH hat ferner in seinem Schema den einen Umstand völlig unberücksichtigt gelassen, dass die in den caudalen Schenkeln gelegenen axialen Mesodermkeime zugleich mit den an sie an der Convexität der Caudallappen unmittelbar anschliessenden peristomalen Mesodermkeimen die Mesodermflügel nach vorn und seitlich apponiren. Es müsste also im Schema der Fig. 2 (p. 71) ein punktirter Randbezirk, so wie ich es im Schema der Taf. LXXXIV, Fig. 1 und 4 angegeben habe, etwa bis an jene seitlichen Einkerbungen der Medullarplatte nach vorn reichen. Das peristomale Mesoderm dürfte annähernd bis in die Region des ersten Auftretens jener intermediären Zone vorreichen, die zwischen dem cranialen und dem caudalen (terminalen) Abschnitte des Keimes für die Axenorgane entsteht. — Dass der letztere zum Theil und vorübergehend paarig angeordnet ist, will ich KOPSCH gern zugeben, dafür aber, dass die Chordaanlage je in ganzer Ausdehnung paarig wird, ergeben sich keine morphologischen Beweise, und auf diese kommt es bei der Entscheidung dieser Frage in erster Linie an. — Bei einer eventuellen Wiederholung der KOPSCH'schen Versuche wären vor allem der äussere Rand und der Scheitel eines Caudallappens zu verletzen — eine Spur weiter nach aussen als in der von KOPSCH in Fig. 10 abgebildeten Keimscheibe. Auf Grund morphologischer Erwägungen könnte für diesen Versuch mit aller Sicherheit vorausgesagt werden, dass die Axengebilde in ganz normaler Weise — vielleicht durch die Behinderung der Entwickelung der nachbarlichen Keimbezirke etwas eingekrümmt — angelegt und Defecte im peristomalen Mesoderm (Angiohämoblastem) sich ergeben würden. Damit wäre der eigentliche Kernpunkt der HERTWIG'schen Concrescenztheorie getroffen, nach welcher die Urmundränder in dem Maasse, als sie von vorn mit einander verwachsen, von der Nachbarschaft her bis gegen die ventrale Urmundlippe hin ergänzt werden. Dies ist gerade für die Selachier nicht leicht plausibel zu machen, weil der die Axengebilde liefernde mediale Rand der Caudallappen unter scharfer Biegung in den seitlichen Rand der letzteren übergeht. Es müsste also das sich nachschiebende Material um den freien Rand der Caudallappen herumwandern. Es müsste ferner dieser seitliche Rand neben seiner Eigenverlängerung auch noch

den medialen Rand verlängern. — Nach der von mir vertretenen Auffassung hingegen sind die beiden Ränder der Caudallappen (der mediale und der laterale) vollkommen selbständige Keimbezirke, von denen jeder bestimmte, für ihn specifische Leistungen vollbringt. Der mediale Rand wird von den vorübergehenden divergirenden terminalen Abschnitten des Keimes für die Axenorgane gebildet (solange die Divergenz andauert, werden ausschliesslich Axengebilde des Rumpfes nach vorn apponirt) — der laterale Rand enthält die während der ganzen Entwickelung apponirenden Abschnitte des peristomalen Mesodermkeimes. Beide Abschnitte apponiren zugleich die Mesodermflügel — der mediale Abschnitt besorgt gewissermaassen die Dorsalsegmente und die Seitenplatten, der peristomale Mesodermkeim das an die letzteren unmittelbar anschliessende peristomale Mesoderm. Letzteres löst sich, genau so wie bei *Ceratodus* von den seitlichen und ventralen Randabschnitten des Urmundrandes schon frühzeitig ab, jener dorsale, an die axialen Mesodermkeime unmittelbar anschliessende proximalste Abschnitt des peristomalen Mesodermkeimes bleibt aber so lange erhalten, bis die Längenentwickelung des Körpers relativ beendigt ist, dann stellt er zugleich mit den axialen Mesodermkeimen seine appositionelle Thätigkeit ein. Niemals betheiligt sich der laterale Rand der Caudallappen an der Bildung der axialen Organe. So können wir also speciell bei den Selachiern den axialen Mesodermkeim und damit den Keim für die axialen Organe überhaupt gegen den peristomalen Mesodermkeim deutlich abgrenzen. Der Uebergang der beiden erfolgt am Scheitel der Caudallappen. Diese Grenze bleibt durch die ganze Entwickelung hindurch bestehen und erleitet keine Verschiebung, weder nach der einen, noch nach der anderen Seite hin. Diese Erkenntniss macht die Concrescenztheorie unhaltbar. —

Betrachten wir nun die Oberfläche einer Teleostierkeimscheibe, so nehmen wir in keinem Entwickelungsstadium auch nur eine Andeutung einer Einspaltung wahr. Die terminale Wachsthumszone scheint geradlinig, in centrifugaler Richtung zurückzuweichen. Schon bei ganz jungen Keimscheiben tritt am Urmundrande dorsomedian nach oben und hinten eine circumscripte Verdickung, der sogenannte Endknopf, vor. Im Stadium 2 (nach KOPSCH, 1898) macht sich vor demselben eine Verdickung des Ektoderms bemerkbar, die Anlage der Neuralplatte, das sogenannte Embryonalschild. Sie verlängert sich anfänglich durch intussusceptionelles Wachsthum nach vorn und nach hinten. Eine flache, mediane rinnenförmige Einsenkung, die jedoch stets vom Endknopf getrennt bleibt und niemals auf diesen übergreift, durchzieht sie. Diese Bildung scheint also der Rückenrinne der Amphibien zu entsprechen. Untersuchen wir jedoch quer und sagittal geführte Schnitte durch die erste Anlage des Endknopfes, so zeigt sich (vergl. JABLONOWSKY, 1898; GORONOWITSCH, 1885), dass das Chordablastem mit der Neuralplatte auf eine grössere Strecke proximalwärts vom Urmundrande verbunden ist, als die seitlich benachbarten axialen Mesodermkeime mit dem Ektoderm. In diesem Stadium ist der dorsale axiale Keimbezirk noch einheitlich und verlängert sich wohl hauptsächlich auf intussusceptionelle Art. — Schon frühzeitig löst sich nun diese ausgedehnte Verbindung des Chordablastems mit der Neuralplatte, und bereits bei Embryonen mit zwei Ursegmenten zeigen diese beiden Organanlagen an ihrem terminalen Umschlage (an der dorsalen Urmundlippe) einen Dickendurchmesser, der etwa der Dicke des Chordablastems entspricht (vergl. JABLONOWSKY, Fig. 10) — und so bleibt es auch während der ganzen übrigen Längenentwickelung. Weder am prominirenden Endknopf noch auf Durchschnitten die geringste Spur einer Einspaltung, einer Nahtbildung, die terminale Wachsthumszone erscheint stets vollkommen einheitlich unpaar — so wie bei *Ceratodus*-Embryonen in der dritten und vierten Phase der Längenentwickelung.

Diese, bei der Anlage des Endknopfes bestehende, nur ganz vorübergehend zu beobachtende Erscheinung wurde von JABLONOWSKY, HERTWIG u. A. mit einer gewissen Berechtigung als Nahtbildung aufgefasst. JABLONOWSKY äussert sich darüber: „Fragen wir uns nun, wie die Bildung des medianen Streifens zu beurtheilen sei, so scheint die Vorstellung kaum von der Hand zu weisen, dass es sich dabei um eine Nahtbildung handelt, welche bedingt ist durch Zusammenschiebung seitlich gelegener Bezirke des Randes nach der

Mittellinie der Keimscheibe" (p. 535). — Die weitere, principiell wichtigere Frage ist nun die, ob dieser Vorgang als ein primärer Process zu beurtheilen ist, d. h. ob die Organanlagen, die an dieser Stelle sich scheinbar mit einander vereinigen, schon von vornherein bilateralsymmetrisch angeordnet waren, ob also „die Wachsthumszone, welche der Endwulst vorstellt, sich aus zwei gesonderten Centren für jede Körperhälfte zusammensetzt" (p. 536). JABLONOWSKY führt nun weiter an: „Als Bestätigung hierfür möchte ich eine Abnormität erwähnen, welche ich durch die Einwirkung von Kochsalzlösung auf das sich entwickelnde Ei erzielte. Es gelang dadurch in mehreren Fällen, eine Spaltung des Endwulstes in der Art zu bewirken, dass ein ähnliches Resultat entstand, wie es das hintere Ende eines Selachierembryos mit den Caudallappen und der zwischen ihnen gelegenen Incisura neurenterica darbietet" (p. 536). In dieser Abnormität ist lediglich der Beweis dafür zu erblicken, dass jener mediane Streifen thatsächlich durch eine Connascenz vorher getrennter Theile entsteht, also eine Nahtbildung darstellt. Wie die getrennten Theile entstanden sind, ob ihre Trennung einem primären, typischen Zustand entspricht, darüber kann dieser Fall keine Auskunft geben. Die oben erörterten Erwägungen über den Einfluss der Randspannung auf die Längenentwickelung der Keimscheibe der Meroblastier drängen zur Auffassung, dass hier eine secundäre, durch die Ablenkung der Längenentwickelung nach den beiden Seiten hin entstandene partielle Divergenz einer ursprünglich einheitlichen, unpaaren — beim *Amphioxus* in reiner Form erhaltenen — terminalen Wachsthumszone eingetreten ist. Dass die Divergenz der beiden Schenkel des dorsalen axialen Keimbezirkes bei den Teleostiern (speciell bei den Salmoniden) unter normalen Verhältnissen einen so geringen Grad aufweist und auch viel frühzeitiger anscheinend durch eine Nahtbildung wieder ausgeglichen wird, wie bei den Selachiern, ist wohl darauf zurückzuführen, dass auch die Dotteransammlung bei den Teleostiern — die Salmoniden gehören bekanntlich zu den dotterreichsten Formen — nicht nur absolut, sondern vor allem auch relativ eine viel geringere ist. Die seitlichen und ventralen Urmundrandabschnitte sind daher bei diesen Formen im Stande, schon verhältnissmässig frühzeitig den Dotter zu umwachsen. Die relative Wachsthumsdifferenz zwischen dem dorsalen und den übrigen Randabschnitten, und daher die Randspannung erreichen nicht so hohe Grade und dauern auch nicht so lange an, wie bei den Selachiern. Es gleicht sich daher unter normalen Verhältnissen auch die seitliche Divergenz, die bei *Ceratodus* in der zweiten Phase der Längenentwickelung durch ganz andere Ursachen hervorgerufen wird, schon frühzeitig wieder aus. Die einander zugekehrten Umschlagstellen der Neuralplatte in das Chordablastem vereinigen sich mit einander unter Bildung einer medianen (axialen) Naht und sondern sich dann von einander bis an die terminale Umschlagstelle. Damit gewinnt der Keim für die Axenorgane wieder seine ursprüngliche, unpaare, dorsale Anordnung und erscheint nun in einer geradezu typischen Weise als Endknospe. Kochsalz ist, wie insbesondere die von GURWITSCH (1896) an Amphibien vorgenommenen Versuche lehren, ein Agens, welches in geradezu specifischer Weise die Vorgänge am Blastoporus hemmend und störend beeinflusst. Der Erfolg des Versuches ist denn auch bei beiden Species derselbe: Schwächung der Entwickelungspotenz des Keimes. Diese Wirkung wird sich an dem schon von vornherein mit einer viel grösseren Entwickelungspotenz ausgestatteten dorsalen (hinteren) Urmundrand nicht in solchem Maasse äussern, wie an den übrigen Randabschnitten. Jedenfalls wird aber die oben erwähnte, schon unter normalen Umständen bestehende Wachsthumsdifferenz und damit die Randspannung höhere Grade erreichen. Daher ist auch die Divergenz bei beiden terminalen Schenkeln der Wachsthumszone eine grössere und auch ihre nachträgliche Vereinigung zum mindesten erheblich verzögert — wenn nicht unmöglich geworden. — Im Uebrigen ist jedoch nicht ausser Acht zu lassen, dass nicht ausschliesslich mechanische Momente auf die Gestaltung der terminalen Wachsthumszone bezw. auf die Längenentwickelung einwirken und diese bestimmen werden — speciell in so leichten Fällen der Divergenz, wie sie normaler Weise am Teleostierkeim vorkommen. Es dürfte bei dieser Erscheinung auch die Vererbung eine gewisse Rolle spielen.

Wie bereits oben erwähnt, holt die Ventralseite, speciell der ventrale Urmundrand bei den Teleostiern den dorsalen Urmundrand, die terminale Appositionszone verhältnissmässig sehr rasch ein. Die Umwachsung des Dotters ist bereits geraume Zeit vor Beendigung der relativen Längenentwickelung des Rumpfes vollzogen. Wie insbesondere VIRCHOW (1895) für die Salmoniden gezeigt hat, kommt es bei diesen Formen sogar zu einer vorübergehenden Obliteration des zu einem feinen Gang, dem sogenannten Dottercanal, eingeengten Blastoporus, welcher dann später bei der Afterbildung wieder durchbricht. — Es liegen also in dieser Hinsicht entschieden primitivere Verhältnisse vor, als bei den Selachiern. Das Entoderm des Enddarmes entsteht im Wesentlichen in derselben Weise, wie beim *Amphioxus* und den Amphibien — mutatis mutandis, denn ein sehr ausgedehnter Abschnitt der ventralen Entodermwand der Urdarmhöhle des *Amphioxus* ist ja durch die Einlagerung der Dottermasse abortiv geworden, und die so entstandene Lücke wird erst bei der Abschnürung des Embryos und der Resorption der Dottermasse von dem nachbarlichen Entoderm ergänzt.

Die Bildung des Schwanzes erfolgt bei den Teleostiern — wie insbesondere die Untersuchungen von OELLACHER (1872/1873), SCHWARZ (1898) u. A. gezeigt haben — in einer Weise, die vollständig mit den Befunden an *Ceratodus* übereinstimmt. Die Axenorgane des Schwanzes werden ebenso wie die des Rumpfes von der terminalen Wachsthumszone auch nach vorn apponirt, die nach Beendigung der relativen Längenentwickelung des Rumpfes als Schwanzknospe (OELLACHER) bezeichnet werden kann. Auch insofern besteht

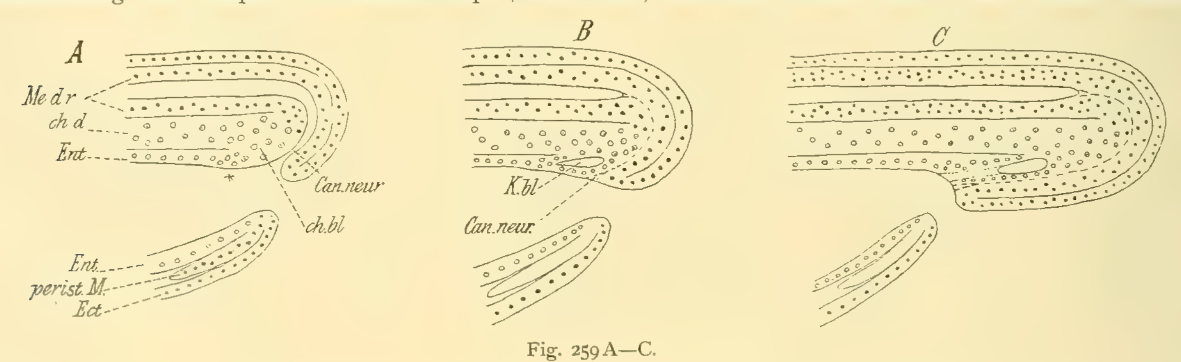


Fig. 259 A—C.

eine Uebereinstimmung zwischen den untersuchten Formen, als ein Canalis neurentericus nicht zur Anlage kommt, sondern nur ein neurenterischer Strang, dessen ventrale Wand vom Ektoderm gebildet wird. — Dagegen weisen die Teleostier in der sogenannten KUPFFER'schen Blase ein vielbesprochenes Verhalten auf, über deren morphologische Bedeutung die Meinungen bekanntlich sehr getheilt sind. — Wie insbesondere die eingehenden, in Folge der Zugänglichkeit des Materiales leicht zu bestätigenden Untersuchungen GREGORY's (1899) an *Trutta fario* lehren, tritt die erste Anlage dieser Blase bei Forellenembryonen mit 12 Tagen — nach KOPSCH (1900) bereits vor Abgliederung des 1. Urwirbels — also bei Embryonen, deren terminale Wachsthumszone eben die vorderen Rumpfabschnitte apponirt, gerade an der Stelle auf, wo das dorsale Chordablastem nach vorn zu in das Entoderm der dorsalen Urdarmwand übergeht — also gewissermaassen an der Unterwachsungsgrenze des Chordablastems (der Chorda dorsalis). Die Stelle ist an dem schematischen Durchschnitte durch das hintere Körperende des Embryos einer holoblastischen, ganz dotterarmen Anamnierform Textfig. 259 A mit einem * bezeichnet. (Auch das Verhalten des neurenterischen Canales ist eingetragen.) Das bei anderen Formen an dieser Stelle einschichtige Entoderm proliferirt in auffälliger Weise, wird mehrschichtig, und schliesslich entsteht an dieser Stelle durch Dehiscenz ein centraler Spalt, um welchen die Entodermzellen in epithelialer Anordnung gruppirt erscheinen (Textfig. 259 B). Die KUPFFER'sche Blase kommt demnach, wie GREGORY ausdrücklich hervorhebt, nicht durch eine Ausstülpung (Divertikelbildung) zu Stande. Zur Zeit, wo der Urmund verschlossen wird, weitet sich die Blase erheblich aus. Stets wird aber ihre ventrale Wand von einer entodermalen Zellschichte gebildet,

welche sie von der Urdarmhöhle scheidet. Die Dehiscenz greift auch distalwärts gegen das Chordablastem vor, welches keine epitheliale Anordnung seiner Elemente aufweist. Dann wird ein vorderer Abschnitt der dorsalen Wand der Blase von den der Chorda unmittelbar anliegenden Entodermzellen gebildet, ein distaler Theil aber vom Chordablastem selbst. Die Blase liegt stets an der Unterwachsungsgrenze der Chorda. Damit soll jedoch nicht gesagt werden, dass an dieser Stelle die Unterwachsung mit der Längenzunahme ständig fortschreitet. Wir haben uns vielmehr vorzustellen, dass in der Periode der reinen Appositionsthätigkeit von der terminalen Wachsthumszone aus sowohl die Chorda wie der dorsomediane Entodermabschnitt bereits gesondert nach vorn apponirt werden. Es handelt sich also nicht etwa um eine fortlaufende Unterwachsung. Anfänglich, solange das Wachsthum noch intussusceptionell erfolgte, vollzog sich die Unterwachsung allerdings auf einer längeren Strecke. Der Uebergang des intussusceptionellen in den appositionellen Typus vollzieht sich bereits während der Apposition des Rumpfes. Es liegt also die KUPFFER'sche Blase bereits im Bereiche der terminalen Appositionszone und ist daher ebenso wie diese selbst — in relativem Sinne — ein stationäres Gebilde. Die Dehiscenz kann auch in bilateralsymmetrischer Anordnung, also paarig auftreten. In der unmittelbaren Nachbarschaft der Blase können vorübergehend in der Medianebene kleine Spalten entstehen, die in der Bahn des Canalis neurentericus gelegen sind, aber niemals mit der KUPFFER'schen Blase communiciren. — Wenn die relative Rumpflänge erreicht ist, und die terminale Wachsthumszone die Axengebilde des Schwanzes zu apponiren beginnt, rückt die KUPFFER'sche Blase mit ihr immer weiter zurück (vergl. Textfig. 259 C). Ihre hintere Wand wird stets vom Chordablastem gebildet. Sie kann — da sie an der Grene der terminalen Wachsthumszone gelegen ist — auch schlauchförmig nach vorn apponirt und verlängert werden (GREGORY). In diesem Falle wird also die dorsale Darmwand nicht wie bei anderen Formen als einschichtiges Epithel, sondern als Rohr nach vorn zu apponirt. Der so entstandene Canal bricht dann gelegentlich an seinem vorderen Ende in die Urdarmhöhle durch. Caudalwärts endigt er blind. — Schliesslich nach beendigter relativer Längenentwickelung obliterirt das Lumen, und die Bildung geht in der Zellenansammlung am caudalen Ende der Axenorgane auf.

Ueber die morphologische Bedeutung der KUPFFER'schen Blase bestehen in der Literatur verschiedene Ansichten, die KOPSCH (1900) sorgfältig zusammengestellt hat. KUPFFER (1868) hielt sie bekanntlich für die Allantois — BALFOUR (1881) u. A. für ein Homologon der sogenannten Endblase des postanalen Darmabschnittes — also des distalen Abschnittes des Canalis neurentericus; nach einer dritten Auffassung würde sie einem rudimentären Urdarmabschnitte entsprechen. — Ich kann keine dieser Ansichten theilen. Gegen die zuerst von BALFOUR vertretene und dann fast allgemein acceptirte Annahme, dass die KUPFFER'sche Blase dem Endbläschen des „postanalen Darmes", d. h. des neurenterischen Canales der Selachier homolog sei, spricht vor allem der eine Umstand, dass die ventrale Wand der KUPFFER'schen Blase ganz zweifellos vom Entoderm gebildet wird, während die des „Endbläschens" der Selachier — als eines distalen Abschnittes des Canalis neurentericus — vom Ektoderm gebildet wird. — Einem postanalen Darmabschnitte kann sie deshalb nicht entsprechen, weil sie lange vor Abschluss der relativen Längenentwickelung des Rumpfes auftritt. Dies ist übrigens insofern eine Frage der Terminologie, weil wir ja gesehen haben, dass der sogenannte postanale Darm nicht ein Darmabschnitt (Schwanzdarm) ist, sondern nur ein proximaler (fortlaufend apponirter) Abschnitt des Canalis neurentericus (oder ein ebenso fortlaufend verwachsender Abschnitt der neurenterischen Spalte) ist, welche schon in früheren Stadien in unmittelbarem Anschlusse an die Medullarnaht entsteht. Die ganze Anlage und Anordnung der KUPFFER'schen Blase deutet darauf hin, dass dieselbe nicht in der Bahn des Canalis neurentericus, sondern dorsal von diesem (in der Abbildung gestrichelt eingezeichnet) zur Anlage kommt. Es liegt offenbar eine Variante in der Unterwachsung der Chorda durch das benachbarte Entoderm vor, welches aussergewöhnlich zellreich ist. Die Dehiscenz ist als ein secundärer Vorgang zu betrachten, der sich nicht nur auf die Unterwachsungsstelle beschränkt, sondern auch

auf die distal benachbarten Abschnitte des Chordablastems übergreifen kann. Die KUPFFER'sche Blase der Teleostier ist also eine in der Wirbelthierreihe ganz vereinzelt auftretende, secundäre Erscheinung ohne jede phylogenetische Bedeutung.

Am Keimhautrande der Salmoniden hat KOPSCH (1896) in ähnlicher Weise wie bei den Selachiern experimentelle Untersuchungen vorgenommen, indem er am Rande der Keimscheibe an bestimmten Stellen Verletzungen setzte, wodurch das Zellmaterial abgetötet und aus der Entwickelung ausgeschaltet wurde. Von besonderem Interesse sind hierbei die Ergebnisse der Versuche an ganz jungen Keimscheiben, deren Endknopf noch nicht gebildet und der Umschlag an der ganzen Peripherie des Keimes eben vollendet ist. — Es ergaben sich dabei folgende Resultate: „Operirt man an der Stelle, an welcher die erste Einstülpung stattfand, möglichst genau in der Mitte, so vollführt der von der Operation nicht getroffene Rand der Keimscheibe die Umwachsung des Dotters. Die Stelle, an welcher die Operation erfolgte, bleibt in loco liegen, während der unverletzte Theil des Randringes weiter fortschreitet. Da somit die Operationsstelle ein punctum fixum ist, findet eine concentrische Umwachsung des Dotters nicht statt, vielmehr bildet sich schliesslich, zumal da der vorderste Punkt des Keimscheibenrandes am schnellsten wächst, gegen Schluss der Verwachsung eine schmale Spalte, deren Ränder von den Seitenhälften des zelligen Randringes gebildet werden. Von einer Differenzirung in Urwirbel und andere embryonale Organe, wie sie zur Zeit des Dotterlochschlusses im Embryo vorkommen, ist keine Andeutung vorhanden. Der Randring zeigt lediglich die Spaltung in die Keimblätter, welche an ihm schon zur Zeit der Operation nachzuweisen sind. Eine solche Differenzirung tritt auch später nicht ein, denn die gegenüberliegenden Ränder des Spaltes verschmelzen schliesslich mit einander, was an mehreren Stellen zugleich erfolgen kann." (Versuch 1.) — „Operirt man in geringer Entfernung links oder rechts von der Mittellinie, in der Gegend der ersten Einstülpung, so erhält man Embryonen, welche bestehen aus einem bilateralen, längeren oder kürzeren Kopfabschnitt nebst daran sich anfügendem halben Rumpf. Ein solcher Embryo hat ein vollständiges Vorderhirn nebst den beiden Augenanlagen, sowie ein vollständiges Mittelhirn. Von der Gegend der Gehörblasen an ist jedoch nur seine rechte Hälfte entwickelt. Sie zeigt Medullarrohr, Chorda, Urwirbel und den Knopf, welcher mit der rechten Hälfte des Randringes zusammenhängt. Die linke Hälfte des Randringes ist durch die Operationsstelle von dem Embryo getrennt. Sie hat an der Umwachsung des Dotters theilgenommen, doch sind keine embryonalen Organe an ihr zu erkennen." (Versuch 2.) — „Operirt man in grösserer Entfernung von der Mittellinie, so erhält man nur ganze Embryonen, deren Körper freilich auf der operirten Seite viel schwächer entwickelt ist, als auf der anderen Seite." (Versuch 3.) — Wurde ein Embryo auf dem Stadium der rautenförmigen Embryonalanlage operirt — ca. 30° von der Medianebene entfernt —, so zeigt sich in einem Stadium mit 10 Urwirbeln Folgendes: „Die Operationsstelle liegt dicht neben dem Embryo, der Knopf ist nach hinten ausgewachsen und dem Randringe der nicht operirten Seite gefolgt. Zwischen beiden Seiten macht sich ein bedeutender Unterschied bemerkbar hinsichtlich der Grösse der Urwirbel. Während die vordersten Urwirbel anscheinend noch gleich gross sind, werden sie auf der operirten Seite um so kleiner, je näher sie dem Knopf liegen." (Versuch 4.)

Durch diese Versuche hat nun KOPSCH vor allem der von HIS zuerst speciell für die Meroblastier aufgestellten, sogenannten Aufreihungshypothese den Boden entzogen. Mit Recht bemerkt VIRCHOW (1896) von ihnen, „sie machen der Concrescenzlehre in HIS'scher Fassung ein- für allemal ein Ende" (p. 635). Als positives Ergebniss folgert KOPSCH aus dem Versuche 1, dass an der Operationsstelle „Zellengruppen liegen und durch das Operiren zerstört werden, die dazu bestimmt sind, den embryonalen Körper zu bilden" (p. 119). Der Keim für die Axengebilde der gesammten Körperlänge wird also von einem dorsal in der Gegend der „ersten Einstülpung" gelegenen Zellterritorium gebildet. Er musste also in diesem Stadium vor dem Auftreten des Knopfes unpaar gewesen sein. In diesem Stadium waren auch nicht weiter vorn, central gelegene Zellterritorien zur

Bildung des Neuralrohres bestimmt ebenso wenig, wie die dorsolateralen Abschnitte des Urmundrandes zur Bildung axialer Organe bestimmt waren. ROUX deutete in der Discussion des KOPSCH'schen Vortrages dieses Ausbleiben der Differenzirung der benachbarten Abschnitte des Randwulstes dahin, dass diese Differenzirung eine „abhängige Differenzirung" sei, dass im centralen verletzten Theile die Differenzirungshauptzellen liegen, von welchen aus die diesen Wulst bildenden Differenzirungsnebenzellen zur Differenzirung veranlasst werden (p. 23). Es wurde bereits oben, bei der Erörterung der SPEMANN'schen Durchschnürungsversuche darauf hingewiesen, dass dieser Einwand ganz hypothetischer Natur ist. Die sogenannten Differenzirungsnebenzellen sind in ihrer Art den Differenzirungshauptzellen insofern vollkommen gleichwerthig, als sie, von den ersteren isolirt, stets dasselbe bilden, was sie im räumlichen Zusammenhange mit ihnen bilden. Es ist nicht richtig, dass sich diese Zellen nicht differenzirt haben. Sie haben sich nur nicht zu den Bildungen differenzirt, welche ihnen die Concrescenztheoretiker gern octroyiren möchten. Dafür kann man sie aber nicht verantwortlich machen. — Was sie unter normalen Verhältnissen liefern, ist: Ektoderm, peristomales Mesoderm und Entoderm. Und dies haben sie auch, wie aus dem obigen Citate hervorgeht, gebildet, „der Randring zeigt die Spaltung in die Keimblätter". Ein solcher Grad des correlativen Einflusses, wie ihn ROUX annimmt, ist bisher noch durch keine einzige Thatsache erwiesen worden, damit würden die socialen Verhältnisse im Zellenstaate direct auf den Kopf gestellt. So repräsentirt also thatsächlich — wie wir es auf Grund morphologischer Erwägung auch nicht anders zu erwarten haben — das Zellterritorium, welches (durch partielle Invagination) die dorsale Urmundlippe bildet, den Keim für sämmtliche Axengebilde des Embryos — nicht aber den ganzen embryonalen Körper, wie man so häufig liest. Jene Längsspalte ist durch das Zurückbleiben der zerstörten dorsalen Urmundlippe entstanden.

Aus dem Versuche 2 folgert KOPSCH, „dass wir in demjenigen Theile des Randringes, aus dessen Zellen der embryonale Körper hervorgehen soll, erstens die Anlagen des Kopfes und der Wachsthumszone für Rumpf und Schwanz zu suchen haben, und dass zweitens die Zellgruppen für den Kopf medial, die für die Wachsthumszone, den Knopf lateral gelegen sind". „Es macht sich somit ein Gegensatz bemerkbar in der Bildung des Kopfes auf der einen Seite, und in der Bildung von Rumpf und Schwanz auf der anderen Seite. Der Kopf entsteht aus Zellgruppen, in welchen die einzelnen Organe potentia enthalten sind. Der Rumpf und Schwanz dagegen entstehen aus einer Wachsthumszone, dem Knopf, welche von seinem ersten Auftreten an das hinterste Ende des Embryo darstellt und den Canalis neurentericus enthält" (p. 121). — Mit diesen Folgerungen ist KOPSCH entschieden zu weit gegangen. Vor allem lässt sich diese scharfe Sonderung einer medialen Kopfanlage von „seitlichen Zellgruppen, welche im Laufe der Entwickelung in der Medianebene zusammenkommen und den Knopf" bezw. die Anlage für die Axengebilde für Rumpf und Schwanz bilden, speciell vom morphologischen Standpunkte aus nicht vertreten. Analysiren wir den hinteren Keimscheibenrand etwas genauer, als dies KOPSCH in seinen grobschematischen Skizzen gethan hat, so haben wir zunächst die beiden Blätter der Scheibe zu unterscheiden, das äussere ektodermale und das innere, die Urdarmwand, welche am Keimscheibenrand in einander umbiegen (Umschlag). An der Urdarmwand haben wir ferner einen dorsomedianen Zellstreifen, das Chordablastem, und die neben demselben gelegenen axialen Mesodermkeime zu unterscheiden, welch' letztere mit dem hufeisenförmigen, in den Keimscheiben- (Urmund-)rand eingeschalteten und erst später sich differenzirenden peristomalen Mesodermkeim zusammenhängen (vergl. Textfig. 260 A). Das Chordablastem kann nicht bis an den vorderen freien Rand der schon frühzeitig — secundär — vom Dotter isolirten Urdarmwand reichen (welcher in der Abbildung durch die innere Linie gekennzeichnet ist), weil eine centrale Zone der letzteren die ventrale Wand des Kiemen- und Vorderdarmes zu bilden hat. Das Chordablastem besitzt demnach in so jungen Gastrulastadien eine ganz geringe Längenausdehnung und dürfte vom Neuralfeld nach vorn überragt werden. Dieses auf Grund morphologischer Erwägungen entworfene Schema stimmt mit dem Ergebniss des Versuches voll-

kommen überein. KOPSCH hat „möglichst genau in der Mitte“ den eng umschriebenen Theil für sämmtliche Axengebilde zerstört. Würde sein Schema Fig. 9 richtig sein, in welchem die paarigen Wachsthumscentren für Rumpf und Schwanz beiderseits ca. 35° von der Medianebene entfernt sind, dann hätte sich nur ein Defect im Kopfe ergeben müssen. Es ist ferner vollkommen ausgeschlossen, dass das Chordablastem und die axialen Mesodermkeime so weit seitlich vorreichen, wie dies KOPSCH annimmt. Die in seinem Schema der Fig. 9 mit *R* bezeichneten Felder liegen im Bereiche des peristomalen Mesoderms. — Mein Schema B (Textfig. 260) veranschaulicht das Verhalten beim weiteren Fortschreiten des Längenwachsthumes. Ich habe absichtlich das extreme Verhalten jenes Kochsalzkeimes von JABLONOWSKY als Beispiel gewählt, welcher sich also ähnlich verhält wie ein Selachierkeim. Bei einem normalen Teleostierkeim wäre die Divergenz nicht so erheblich und schon im Ausgleiche (in Verwachsung) begriffen. Sowohl das Chordablastem, wie die (nicht eingezeichnete) Neuralplatte erscheinen in ihrem distalen Abschnitte gegabelt. Die durch intussusceptionelles Längenwachsthum nach beiden Richtungen sich rasch vergrössernde Wachsthumszone ist noch einheitlich. Die Darstellung wird durch das Ergebniss des Versuches 2 (seitlich von der Medianebene gesetzte Verletzung bestätigt. Es wurde der eine Schenkel der Wachsthumszone zerstört. Dadurch wurde die in distaler Richtung erfolgende Längenentwickelung in zweifacher Hinsicht gestört. Vor allem dadurch, dass das Wachsthumscentrum zum mindesten theilweise abgetötet und aus

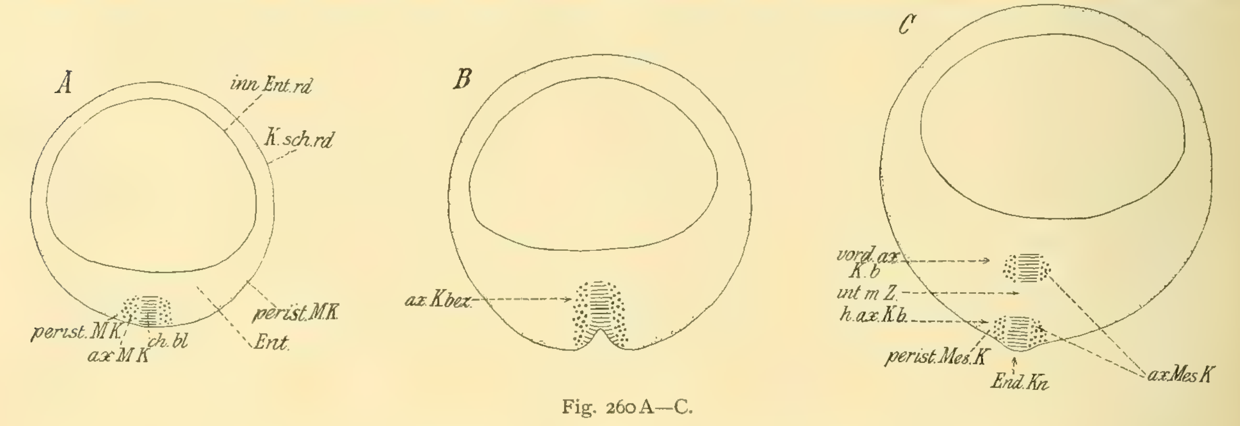


Fig. 260 A—C.

der Entwickelung ausgeschaltet wurde. Zugleich wurde aber durch den gesetzten (der Abbildung nach sehr umfangreichen) Defect der centrale, wahrscheinlich unverletzt gebliebene Theil, welcher möglicher Weise noch im Stande gewesen wäre, vicariirend für den terminalen Schenkel die Apposition der Axengebilde zu übernehmen, daran gehindert, in caudaler Richtung zurückzuweichen. Die seitliche Ausbiegung der Körperaxe in Fig. 7 spricht für eine Anstauung des apponirten Zellmateriales. Dieser Versuch ist also nicht im Stande, den Beweis einer totalen Bilateralität der terminalen Wachsthumszone zu erbringen. — In meinem Schema C (Textfig. 260) ist ein weiteres Stadium der Längenentwickelung dargestellt, in welchem die Mesodermflügel bereits im Bereiche jener intermediären Zone von der Urdarmwand isolirt sind. Der ursprünglich einheitliche axiale Keimbezirk erscheint in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt gesondert, von denen der letztere allmählich zur appositionellen Entfaltung übergeht. Er ist schon wieder einheitlich geworden und tritt als Endknopf vor. Die von den beiden Abschnitten gelieferten Theile sind vorläufig noch annähernd von gleicher Längenausdehnung, dann überwiegt aber die hintere Wachsthums- (Appositions-)zone. Die Stelle, wo sich die ursprünglich einheitliche Wachsthumszone in zwei Abschnitte sondert, ist im Schema Textfig. 260 B ganz approximativ durch einen dickeren Querstrich in der Chordastrichelung angegeben. — Das Ergebniss des Versuches spricht für die oben vertretene Ansicht, dass die intermediäre Zone zuerst im Gebiete der Hörbläschen auftritt und von da — rascher nach hinten als nach vorn — an Länge zunimmt. — Die Entfaltung der vorderen Wachsthumszone wurde durch

den Eingriff nicht behindert. Der in der Cervicalregion stark ausgebogene Embryo ist bis in die Region der Hörbläschen normal entwickelt. — Es zeigt sich also vor allem, dass die Anlagen für den Kopf einerseits, den Rumpf- und Schwanztheil andererseits am Keimscheibenrande nicht neben, sondern hinter einander zu suchen sind. Diese Sonderung macht sich jedoch erst beim Auftreten jener intermediären Zone bemerkbar. Bis dahin ist die unter normalen Verhältnissen radiär eingestellte — vorübergehend in ihrem distalen, peripheren Abschnitte leicht divergirende Wachsthumszone vollkommen einheitlich. Sie zeigt während der Bifurcation eine Anordnung wie ein umgestürztes Y. In dieser Wachsthumszone sind lediglich die einzelnen Keime für die Axenorgane, aber nicht einzelne Längsabschnitte des Körpers potentia enthalten. Die Kopfanlage stellt keinen „festen Punkt" dar, sondern verlängert sich durch intussusceptionelles Wachsthum in sehr erheblicher Weise allmählich nach vorn. — Ein Unterschied — kein Gegensatz, wie KOPSCH meint — zwischen der Kopfanlage (bezw. der vorderen Wachsthumszone) und dem hinteren Abschnitte des axialen Keimbezirkes, der Anlage von Rumpf und Schwanz besteht nur darin, dass im ersteren Abschnitte das intussusceptionelle Wachsthum, im letzteren das appositionelle Wachsthum vorherrscht. Mit der Annahme gesonderter Wachsthumscentren für Rumpf nnd Schwanz geht also KOPSCH zu weit. Dagegen spricht übrigens auch das Verhalten der Incisura neurenterica der Selachier. Diese müsste — da die axiale Nahtbildung erst später, wenn die Caudallappen sich parallel gestellt haben, einsetzt, bei der raschen Längenzunahme der letzteren viel tiefer einschneiden, wenn die beiden Wachsthumscentren für die beiden Rumpf- und Schwanzhälften vollkommen gesondert wären. Dies tritt in extremen Fällen der Divergenz thatsächlich ein (bei Spina bifida-Embryonen). — So leiten also alle Zwischenstufen zum ursprünglichen Verhalten der einheitlichen dorsalen Wachsthumszone zurück. Das Experiment kann nur das Vorhandensein einer partiellen Bilateralität des Keimes für die Axengebilde des Körpers bestätigen. Darüber, ob dies ein primärer oder ein secundärer Zustand ist, kann es keinen Aufschluss geben — wenigstens nicht in der Form, wie es bisher durchgeführt wurde.

Wurde jedoch die Verletzung der Teleostierkeimscheibe etwas weiter seitlich am Urmundrande gesetzt, dann war der störende und hemmende Einfluss derselben auf die Längenentwickelung nicht so unmittelbar. Es war der terminalen Wachsthumszone Gelegenheit gegeben, nach der nicht operirten Seite auszuweichen. Sie ist — wie KOPSCH ganz treffend bemerkt — „dem zelligen Randring gefolgt", was eben die seitliche Einkrümmung zur Folge hatte. Dass der Embryo auf der operirten Seite, dann meist etwas schwächer entwickelt ist, führt KOPSCH als Beweis dafür an, „dass Zellen des nicht direct embryobildenden Bezirkes während des normalen Entwickelungsprocesses benützt werden . . . zur Bildung der Urwirbel". Diese Zellen sollen „im Laufe der Umwachsung des Dotters zum Knopf gelangen und dort ebenfalls zur Bildung des Embryos benützt werden" (p. 121). Wie sich KOPSCH eine derartige Einbeziehung nachbarlicher Zellen in die Urwirbelanlage (Dorsalsegmente) vorstellt, ist mir nicht recht klar geworden. Die Dorsalsegmente sind doch gewissermaassen die medialsten Differenzirungspunkte der axialen Mesodermflügel, die von ganz eng umschriebenen, in der Längsrichtung des Keimes zu beiden Seiten des Chordaentoblasts angeordneten Mesodermkeimen gebildet werden. — Ein nachträglicher Materialzuschuss von der Seite her erscheint also wohl ausgeschlossen. Dies zeigt sich bei den Selachiern in einer ganz evidenten Weise. Dass die Dorsalsegmente auf der einen, operirten Seite etwas schwächer entwickelt sind, ist wohl eher darauf zurückzuführen, dass eben auf dieser Seite durch den in der Nachbarschaft gesetzten Defect — vielleicht durch Anstauung des Materiales, ferner durch Zug und Zerrung — die Mesodermflügel in ihrer freien Entfaltung etwas behindert waren. Dafür spricht auch der eine Umstand, dass die von der operirten Stelle etwas weiter entfernten vorderen Segmente sich noch zu normaler Grösse entfalten konnten als die hinteren, die knapp am Urmundrande gelegen sind (vergl. Fig. 5). Die Ausbildung der Seitenplatten ist auf dieser Hälfte überhaupt vollkommen unterdrückt. Das axiale Mesoderm ist also in seiner Entfaltung durch die Veränderungen in der Nachbarschaft behindert worden. Der Keim desselben ist vollwerthig vorhanden. Es ergeben sich also

aus den Versuchen keinerlei Anhaltspunkte für die Annahme, dass seitliches Randwulstmaterial in die Bildung der Axenorgane einbezogen wird. — Wie HERTWIG bemerkt, ist diese Annahme einer „Zuhilfenahme vom Randring- bezw. Urmundmaterial ein unbestimmter und dehnbarer Begriff" (Handbuch, p. 811), den HERTWIG in der Kritik der KOPSCH'schen Ergebnisse gründlich ausnützt. HERTWIG findet in der Fassung, in der KOPSCH seine Resultate mittheilt, „die Vorstellung nicht richtig, dass der einmal angelegte Knopf auf den jüngeren und späteren Stadien der Entwickelung immer ein und dasselbe Gebilde sei. Vielmehr ist er nach meiner Auffassung aller einschlägigen Verhältnisse ein transitorisches Gebilde, nämlich die als Verdickung sich markirende Verwachsungsstelle, die sich einerseits nach vorn in die Axenorgane des Embryo differenzirt und ihr Längenwachsthum vermittelt, andererseits aber von hinten her sich immer wieder ergänzt durch die Vereinigung des weiter rückwärts gelegenen Theiles der Urmundränder, bis schliesslich der hinterste Rest des Urmundes in die Afteranlage übergeht." Das Gegentheil von dieser Angabe bewiesen zu haben, ist das unbestreitbare Verdienst von KOPSCH. Wo sind in dem auf Fig. 5 abgebildeten Embryo die „weiter rückwärts gelegenen Theile der Urmundränder", welche die linksseitigen Axengebilde ergänzen sollen? Dazu kommt, dass die morphologischen Untersuchungen von JABLONOWSKY ganz unzweifelhaft ergeben haben, dass zum mindesten von Stadien mit 2 Dorsalsegmenten an von einer Verwachsung nichts mehr zu bemerken ist.

Die Annahme eines secundären Zuschusses von Randringmaterial an die dorsale terminale Wachsthumszone ist bei den Meroblastiern deshalb so verlockend, weil man sich unwillkürlich frägt, was aus dem Zellmateriale des ausgedehnten Urmundrandes wird. Diese Frage dürfte wohl auf experimentellem Wege zu lösen sein. Vorläufig können wir nur annehmen, dass — sobald sich einmal der Urmundrand über den grössten Umfang der Dottermasse vorgeschoben hat, Zellverschiebungen in der Art eintreten dürften, dass Elemente, die vorher im Rande gelegen waren, in die seitlichen und ventralen Flächenabschnitte zu liegen kommen (Ektoderm, peristomales Mesoderm [Selachier], Entoderm). Auf diese Weise würde sich also der ausgedehnte Rand durch ein quasi appositionelles Wachsthum allmählich einengen, er würde bis zu einem gewissen Grade aufgebraucht werden. Dass aber die zur Bildung von peristomalem Mesoderm bestimmten seitlichen und ventralen Urmundabschnitte jemals axiale Gebilde produciren sollten, widerstrebt unseren morphologischen Gesichtspunkten und ist bisher durch keinen Befund und kein Versuchsergebniss festgestellt worden. Ich verweise nochmals auf das Verhalten am Scheitel der Caudallappen der Selachier.

Die Discussion zu seinem Berliner Vortrag gab KOPSCH Gelegenheit, sich auch über die Längenentwickelung der Amphibien zu äussern [1]), an deren Urmundrand KOPSCH gleichfalls bilateralsymmetrisch angeordnete Wachsthumscentren für den Rumpf und Schwanz unterscheidet. „Wie ich schon sagte, liegen im Rande der Keimscheibe des Froscheies jederseits die Anlagen für die Wachsthumszonen für Rumpf plus Schwanz. Dieselben liegen im Stadium des U-förmigen Blastoporus ungefähr in der Gegend der freien Schenkel des U. — Als Beweis hierfür erwähne ich folgenden Versuch: „Tödtet man auf dem Stadium des U-förmigen Blastoporus denjenigen Theil der Blastoporuslippe ab, welcher am freien Ende des U-Schenkels gelegen ist, so erhält man einen Embryo, welcher auf der operirten Seite seine Hälfte der Schwanzanlage noch nicht gebildet hat, wenn auf der anderen Seite die Schwanzhälfte schon weit über das hintere Ende des Embryo hervorragt. Daraus darf man wohl schliessen, dass die Operation Zellen abgetötet hat, welche die Wachsthumszone bildeten" (p. 126). Wenn wir diesen Befund in der Weise deuten, dann müssen wir uns zunächst fragen, warum denn überhaupt, wenn also wirklich der hintere Abschnitt des axialen Keimbezirkes so weit seitlich gelegen wäre, die betreffende Rumpfhälfte gebildet worden ist. Oder sollten im Stadium des U-förmigen Blastoporus die Rumpf- und Schwanzanlage bereits getrennt sein? Es ist vor allem daran festzuhalten, dass die dorsale, terminale Wachsthumszone

1) Diese Angaben konnten aus äusseren Gründen nicht an einer geeigneteren Stelle erörtert werden.

lediglich die Axengebilde des Rumpfes und des Schwanzes liefert, denn die seitlichen und ventralen Abschnitte des Rumpfes werden von den betreffenden Wandabschnitten der Gastrula producirt. — Nur der Schwanz ist, wie schon oben gezeigt wurde, dadurch charakterisirt, dass sich die Ventralseite an seiner Bildung nicht betheiligt. — (Auch die peristomal entstandenen ventralen Randstreifen seiner schmalen Mesodermflügel werden von der Dorsalseite geliefert, desgleichen das Entoderm des Canalis neurentericus.) Ferner hat sich gezeigt, dass die terminale Wachsthumszone während der ganzen Längenentwickelung ein in seiner Zusammensetzung sich vollkommen gleich bleibender, einheitlicher Keim ist, der fortlaufend die Axenorgane apponirt. — Wie viel Segmentbreiten der letzteren dem Rumpfe, wie viel dem Schwanze zugehören, wird von anderen Correlationen bestimmt. Wird dieser Keim zerstört, dann unterbleibt die Bildung der noch nicht angelegten Körpersegmente. Es ist vollkommen ausgeschlossen, dass in einem so jungen Gastrulastadium, an welchem KOPSCH operirt hat, die Anlage für den Rumpf erhalten und die für die Schwanzhälfte zerstört werden kann. — Morphologische Untersuchungen und speciell der eine Versuch von EYCLESHYMER (Anstich an der dorsalen Urmundlippe) u. A. weisen darauf hin, dass in diesem Stadium der Keim für sämmtliche Axengebilde des ganzen Embryos in der dorsalen Urmundlippe enthalten ist. Der verletzte seitliche Urmundabschnitt bildet ausschliesslich peristomales Mesoderm, niemals axiale Organe. Dass die Schwanzbildung in dem oben erwähnten Falle von KOPSCH nicht eingesetzt hat, ist wohl vermuthungsweise darauf zurückzuführen, dass die terminale Wachsthumszone nach Beendigung des relativen Rumpfwachsthumes, nachdem der gesetzte Defect stationär geworden ist, durch diesen daran gehindert wurde, als Schwanzknospe frei an der Oberfläche vorzutreten. Es ist begreiflicher Weise schwer, ohne das Object gesehen zu haben, eine völlig zutreffende Erklärung abzugeben. Beim Studium solcher Defecte ist nicht nur den durch den Substanzverlust selbst hervorgerufenen Ausfallserscheinungen, sondern auch dem hindernden und hemmenden Einflusse der Defecte auf die Entfaltung und Differenzirung der nachbarlichen intact gebliebenen Gebilde volle Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Aus dem Dargelegten ergiebt sich, dass zwischen den Amphibien und den meroblastischen Anamniern hinsichtlich der Anordnung der terminalen Wachsthumszone nicht jener Gegensatz besteht, den KOPSCH (1896) angenommen hat: „Während bei der Keimscheibe des Amphibieneies zu Beginn der Gastrulation die Zellen für das Wachsthumscentrum von dem Mittelpunkte der dorsalen Blastoporuslippe ebenso weit entfernt sind, wie von dem der ventralen Blastoporuslippe, liegen dieselben bei den Selachiern im Verhältniss zum Umfange der Keimscheibe bedeutend näher an einander — wenigstens auf dem Stadium, in welchem die Stelle der Embryoanlage als Verdickung des Randes erkennbar ist" (p. 170). — Bei beiden Formen ist vielmehr der Keim für die Axenorgane dorsal gelagert. In Folge der auf verschiedene Weise hervorgerufenen seitlichen Ablenkung der Längenentwickelung kommt es zu einer nur temporären Divergenz des freien Endes des Wachsthumscentrums bezw. axialen Keimbezirkes (am dorsalen Urmundrande), die bei den Selachiern hochgradiger ist. Bei beiden Formen gleicht sich diese Divergenz noch vor Beendigung der relativen Längenentwickelung des Rumpfes aus. Die terminale Wachsthumszone wird wieder einheitlich und dorsal unpaar. Dass die durch die kolossale Dotteransammlung bedingte Ausweitung des Urmundrandes bei den Selachiern nicht den dorsalen, sondern die gleichartig gebauten seitlichen und ventralen Urmundabschnitte betrifft, in denen der peristomale Mesodermkeim eingeschaltet ist, ist selbstverständlich. Uebrigens erscheint auch der Urmund der Amphibien durch die viel geringere Dotteransammlung beim Vergleich mit dem des *Amphioxus* nicht unerheblich ausgedehnt. —

Ein besonderes Interesse beanspruchen die von KOPSCH (1899) experimentell erzeugten hinteren Spaltbildungen der Forelle. Diese wurden in der Weise gewonnen, dass „an jungen Keimscheiben ungefähr 24 Stunden vor dem Auftreten des Knopfes genau in der Medianebene der erst später erscheinenden Embryonalanlage die Zellen des äussersten Randabschnittes mittelst des elektrischen Stromes behandelt wurden". In zahlreichen Fällen war der Defect offenbar so gross, dass der gesammte, in diesen Stadien eng umschriebene

dorsale Keim für die axialen Organe vollkommen zerstört wurde und das oben (Versuch 1) mitgetheilte Ergebniss resultirte. In 2 Fällen jedoch, in denen offenbar nur ein ganz minimaler Substanzverlust erzeugt wurde, entstanden Katadidymi. — Bei dem einen derselben waren beide Körperhälften (16 Dorsalsegmente) bis in die Gegend des Hörbläschens von einander getrennt und wichen in einem Winkel von ca. 30° auseinander. „Jede der beiden Körperhälften besitzt ein Medullarrohr, eine Chorda, eine Reihe von Urwirbeln und die zu diesen gehörigen Seitenplatten. Das Medullarrohr grenzt mit der einen Seite an den die beiden Hälften trennenden Spalt, in seiner Mitte erkennt man als helleren Streifen die Anlage des Centralcanales. Die Chorda liegt unter dem lateralen Theil des Medullarrohres, die Urwirbel sind noch flach ausgebreitet. Ein unmittelbar hinter dem Hörbläschen geführter Querschnitt (l. c. Taf. 15, Fig. 2) zeigt die axialen Gebilde noch mit einander zusammenhängend. Nur die Chorda ist auffallend breit, „viermal so breit, als ihr Durchmesser an dieser Stelle bei einem gleichaltrigen Embryo ist. Die mittlere Partie dieses verbreiterten Theiles enthält viele unregelmässig gestaltete stark gefärbte Schollen und Brocken, welche auf einen Zerfall der Elemente hindeuten, nur die seitlichen Abschnitte haben den typischen Chordabau. Unterhalb der Chorda befindet sich eine einschichtige Lage platter Zellen, deren Zusammenhang mit den seitlichen, hochcylindrischen Entodermzellen ebenfalls für ihre Zugehörigkeit zum Entoderm spricht. Von den seitlichen Organen ist nichts von der Norm Abweichendes zu bemerken" (p. 226). — Bis zum 3. Urwirbel besteht jede der beiden Körperhälften nur aus einer Hälfte eines Embryos, wenn auch die Chorda einen runden Querschnitt hat, dessen Durchmesser sich kaum von demjenigen der Chorda eines entsprechenden ganzen Embryos unterscheidet und das Medullarrohr und der angelegte Chordacanal nicht wie die Hälfte eines Medullarrohres aussieht. Die Urwirbel und die Seitenplatten sehen nicht anders aus, als bei einem normalen Embryo. Das Entoderm aber reicht nach der Spalte zu stets weiter, als die Chorda, welche unter der lateralen Hälfte des Medullarrohres liegt. An der linken Körperhälfte tritt in der Höhe des 4., 5., 6. Urwirbels ein im Querschnitte dreiseitiges und höchstens aus 10 epithelial angeordneten Zellen bestehendes Bläschen auf, welches in dem Raume zwischen der medialen Wand des Medullarrohres, der Chorda und dem Entoderm liegt. Nach dieser Lage und der Anordnung der Zellen erscheint es als ein kleiner Urwirbel. Es tritt in der Höhe des cranialen Endes des 4. Urwirbels plötzlich auf, wird im Gebiete des 5. und 6. Urwirbels immer zellenärmer und verschwindet am Anfang des 7. vollständig." — Erst in der Region des ziemlich ausgedehnten unsegmentirten Mesoderms, dicht hinter dem letzten Urwirbel tritt annähernd symmetrisch an beiden Körperhälften medial neben dem Medullarrohr und der Chorda ein „Zellstreifen auf, welcher nach Lage und Anordnung seiner Zellen als Mesoderm zu bezeichnen ist. Er ist links schwächer (zellenärmer), die an der Oberfläche liegenden Zellen sind epithelial angeordnet. Die inneren Zellen liegen regellos durcheinander, so dass in Folge der hier nicht vorhandenen Seitenplatten das Bild eines Urwirbelquerschnittes vorgetäuscht wird. Das Entoderm reicht auf manchen Schnitten ebenso weit medial, wie das mediale Mesoderm, an anderen Schnitten bleibt es etwas zurück, stets aber ragt es medial über die Chorda hinaus. Das laterale Mesoderm zeigt einen ganz normalen Bau." — Bei der Durchmusterung der Schnittserie ergiebt sich beim Flächenbild das allmähliche Schwächerwerden des medialen Mesodermstreifens nach dem Kopfe hin. — Besonders lehrreich ist der Schnitt durch die KUPFFER'sche Blase der rechten Körperhälfte (an der linken ist keine KUPFFER'sche Blase zur Ausbildung gekommen). „Sie ist in dorsoventraler Richtung stark abgeplattet, in der dorsalen Wand fehlt die regelmässige Anordnung der Kerne, welches derselben ein charakteristisches Gepräge giebt. Ihre ventrale Wand besteht aus zwei Zellenlagen. Die Anordnung der dorsal von ihr gelegenen Chorda- und Medullarzellen ist wie gewöhnlich, abgesehen davon, dass auch hier die schwächere Ausbildung der medialen Hälfte sich bemerkbar macht. Die Zellen des medialen Mesodermstreifens gehen ohne Grenze über in die Zellen, welche die Wand der KUPFFER'schen Blase bilden" (p. 228).

Bei dem anderen, etwas abnorm gestalteten und unregelmässig geformten Embryo von fast demselben Alter (16—18 Dorsalsegmente) erfolgte die Trennung vom 1. Urwirbel an. Bei diesem Embryo war auf beiden

Seiten eine an drei Stellen unterbrochene, theilweise in Segmente gegliederte mediale Mesodermanlage nachzuweisen. Die KUPFFER'sche Blase war nur rechterseits vorhanden.

Was zunächst die Spaltbildung anbelangt, so ist vor allem der eine Befund sehr lehrreich, dass dieselbe erst hinter den Hörbläschen, in der Region des 1. Dorsalsegmentes beginnt. An dieser Stelle ist auch durch den Zelldetritus eine verlässliche Marke gesetzt, die uns eine Projection der dorsalen Invaginations-(Umschlag-)stelle auf die Körperaxe gestattet. Der Eingriff war offenbar so minimal, dass er nur einen ganz circumscripten Zelldetritus in dem sich invaginirenden Chordablastem zu Folge hatte, der dann stationär blieb. Die Entfaltung des axialen Keimbezirkes der terminalen Wachsthumszone nach vorn und nach hinten wurde durch den Eingriff nicht behindert. Wohl aber wurde durch die dorsomedian, im Keimscheibenrande gelegenen absterbenden Zellen die schon sehr frühzeitig, beim Beginne der Längenentwickelung sich einstellende partielle Divergenz des axialen Keimes am nachträglichen Ausgleiche verhindert, weil diese Zellen der Vereinigung der beiden Schenkel im Wege standen. Der terminale Keimbezirk musste bei seiner weiteren Appositionsthätigkeit immer weiter seitwärts zurückweichen, und so wurde die unter normalen Verhältnissen nur partielle Divergenz zu einer totalen Bilateralität, die alsbald auch auf die apponirten Axengebilde übergreifen musste. Dies betrifft indess nur die Axengebilde des segmentirten Körperabschnittes. Die dorsalen axialen Organe des unsegmentirten Körperabschnittes wurden von dem auch unter normalen Verhältnissen einheitlich, unpaar bleibenden vorderen Abschnitt des dorsalen Keimbezirkes gebildet. — Mit den von einander sich immer mehr und schliesslich vollständig sondernden seitlichen, terminalen Schenkeln des axialen Keimes halten nun die benachbarten Randabschnitte gleichen Schritt. Die Randspannung der Keimscheibe verursacht das Klaffen der medianen Spalte. Letztere erscheint, wie insbesondere VIRCHOW (1896) gezeigt hat, an den beiden Hälften des Endknopfes von dem sich immer mehr verengenden Dotterloch unter einem fast rechten Winkel deutlich abgesetzt. Die medialen Ränder der Spalte können nur insofern als Urmundränder bezeichnet werden, als sie durch die extreme Verlängerung eines unter normalen Verhältnissen ganz minimalen Randabschnittes des Urmundes entstanden sind, welcher der Breite des Chordablastems und der axialen Mesodermkeime entspricht. Der so beträchtlichen Entfernung zwischen den beiden Endknopfhälften und dem vorderen Ende der Spalte entspricht die unter normalen Verhältnissen ganz kleine, am Beginne der Gastrulation vielleicht 20 Winkelgrade ausmachende Entfernung zwischen der Medianebene und dem seitlichen Uebergange des axialen in den peristomalen Mesodermkeim. Würde das Längenwachsthum des segmentirten Körperabschnittes, so wie jenes des unsegmentirten durch Intussusception erfolgen, dann würde der Spalt in seiner ganzen Ausdehnung in einer gewissen Entwickelungsphase den Urmundcharakter deutlich offenbaren, die terminale Schmalseite des axialen Mesodermkeimes und des Chordablastems würde sich entsprechend verlängern und dem Urmundrande angehören. Da aber die Apposition schon so frühzeitig in die Erscheinung tritt, bietet sich ein solches Bild nur im Bereiche des Endknopfes dar.

KOPSCH berücksichtigt bei der Verwerthung seiner Befunde folgende Möglichkeiten: „Hintere Spaltenbildungen können entstehen 1) durch Nichtvereinigung der beiden den primär entstehenden Leibesabschnitt enthaltenden Randringtheile und Nichtvereinigung der beiden den Knopf bildenden Randringtheile, 2) durch Spaltung des Knopfes, d. h. durch secundäre Trennung der schon (längere oder kürzere Zeit) mit einander im Knopf vereinigten linken und rechten Wachsthumscentren für Rumpf und Schwanz" (p. 247). Zur ersten Möglichkeit bemerkt nun KOPSCH: „An derjenigen Stelle des Randringes der Knochenfischkeimscheibe, an welcher die Bildung der unteren Keimschichte zuerst beginnt, liegen in dem direct embryobildenden Bezirk links und rechts von der Medianlinie Zellengruppen, welche auf den folgenden Entwickelungsstadien durch einen bisher noch nicht ausreichend bekannt gewordenen Vorgang mit einander an der Medianebene zur Vereinigung kommen und den primären (vorderen) Leibesabschnitt des Embryos, etwa bis hinter das Hörbläschen bilden. In derselben Weise kommen auch die linke und rechte Wachsthumszone mit einander in der Medianlinie zur Vereinigung und

bilden den Knopf, welcher durch Auswachsen nach hinten unter Benutzung von Randringmaterial den secundär entstehenden Leibesabschnitt (Rumpf und Schwanz) bildet. Tritt nun während der Vereinigungsvorgänge früher oder später eine Störung ein, so werden die linke und rechte Hälfte nur in einem kürzeren oder längeren Theile des primär entstehenden Leibesabschnittes oder in den äussersten Fällen (bei völlig unterdrückter medianer Vereinigung) nur im vorderen Kopfende bis zur vorderen Spitze der Chorda mit einander verbunden sein. Tritt die Störung aber erst bei Bildung des Knopfes, d. h. bei Vereinigung der linken und rechten Wachsthumszone für Rumpf und Schwanz ein, so werden im primär entstehenden Leibesabschnitte linke und rechte Hälfte mit einander vereinigt sein, während die Trennung beider Körperhälften am Anfange des secundär entstehenden Leibesabschnittes anfängt."

Hinsichtlich der zweiten Möglichkeit bemerkt KOPSCH: „Der Knopf entsteht durch die mediane Vereinigung der linken und rechten Wachsthumszone für Rumpf und Schwanz; er besteht aus zwei symmetrischen Hälften, welche durch den ideellen Canalis neurentericus von einander getrennt sind. Der Knopf bildet durch Auswachsen nach hinten unter Zuhilfenahme von Randringmaterial den secundär entstehenden Körperabschnitt. Somit können Spaltbildungen in der Region des secundär entstehenden Leibesabschnittes nur durch secundäre Trennung der beiden im Knopfe mit einander vereinigten Wachsthumscentren für die linke und rechte Körperhälfte entstehen." Als Beispiel einer solchen Trennung führt KOPSCH den oben citirten Versuch von JABLONOWSKY an.

Zu diesen Angaben möchte ich behufs nochmaliger Präcisirung meines Standpunktes Folgendes bemerken:

1) Es ist vor allem nicht gerechtfertigt, die dorsale Urmundlippe als „direct embryobildenden Rand" zu bezeichnen. Sie bildet vielmehr ausschliesslich dorsale Axenorgane. In dieser Hinsicht besteht wohl eine erhebliche Prävalenz dieses im Blastulastadium ganz eng umschriebenen, oberflächlich gelegenen Zellterritoriums, von welchem zwei sich im ganzen Körper ausbreitende Derivate stammen, das Nervensystem und die Bildungen des axialen Mesoderms. Aber auch die seitlichen und ventralen Randabschnitte sind zu ganz specifischen, wenn auch nicht so bedeutenden Leistungen (peristomales Mesoderm, Ektoderm und Entoderm der Ventralseite) bestimmt. Dass die Ventralseite durch die Dotteransammlung so vorgewölbt, zum Theile abortiv und von der Dorsalseite ergänzt (Entoderm) wird, ist eine durchaus secundäre Erscheinung, die jedoch speciell bei meroblastischen Anamniern nicht rechtfertigt, die dorsale Urmundlippe mit dem Keim für den ganzen Embryo zu identificiren. Die einzelnen Urmundabschnitte sind denen des *Amphioxus* durchaus homolog, bei welcher Form bisher noch niemand die dorsale Urmundlippe als direct embryobildenden Bezirk bezeichnet hat.

2) Es kann in so frühen Entwickelungsstadien, an welchen die Operation vorgenommen wurde, weder von einem primären noch von einem secundären Körperabschnitt die Rede sein, sondern lediglich von einem einheitlichen, dorsalen Keim für sämmtliche Axenorgane des Embryos. Die Neuralplatte und das Chordablastem sind primär unpaar, dorsomedian angeordnet. Letzteres wird von den mittleren Zellen der dorsalen Urdarmwand repräsentirt, zu deren beiden Seiten die Elemente der dorsalen Urdarmwand sich zum axialen Mesoderm differenziren. Dieser Zellcomplex schlägt sich am Urmundrande in den der Neuralplatte um und bildet mit diesem ein vollkommen einheitliches Wachsthumscentrum, den Keim für die Axenorgane des gesammten Körpers. Es wird voraussichtlich niemals jener Vorgang bekannt werden, der einer Vereinigung getrennter Zellcomplexe gleichkommt, weil der axiale Keimbezirk von einem schon von vorn herein um die Medianebene gruppirten Zellterritorium repräsentirt wird. — KOPSCH hat jedoch ca. 24 Stunden vor dem Auftreten des Endknopfes, also an einem ganz jungen Gastrulastadium operirt. Bedenkt man, dass der schmale, invaginirte Urdarmstreifen in einem vorderen freien Randabschnitte die Anlage der ventralen Wand des Kiemen- und Vorderdarmes repräsentirt, dann erscheint an der operirten Keimscheibe das Chordablastem geradezu auf ein Minimum beschränkt. Wenn also wirklich eine Verwachsung paariger Anlagen stattfindet, so müsste sie nachher eintreten Dann

müsste aber der Defect sich am vorderen Ende der Naht, also im Sinne von KOPSCH am vorderen Kopfende befinden, aber nicht hinter dem Hörbläschen gelegen sein.

3) Der axiale Keimbezirk verlängert sich anfangs durch intussusceptionelles Wachsthum nach vorn und nach hinten in der Längsaxe des Körpers. Dann concentrirt sich die Proliferation auf einen caudalen Abschnitt des ursprünglich einheitlichen Keimes, womit der Uebergang zum appositionellen Wachsthum gegeben ist. In einem vorderen Abschnitte dauert das intussusceptionelle Wachsthum noch lange Zeit an. In einem mittleren Gebiete werden die Axengebilde zuerst frei (intermediäre Zone), wodurch die beiden Abschnitte des axialen Keimbezirkes von einander gesondert werden. Der hintere Abschnitt, das axiale Appositionscentrum producirt nun nach vorn die Axengebilde und hat das Bestreben, im selben Maasse zurückzuweichen. Kann dies ungehindert geschehen, dann bleibt das terminale Appositionscentrum einheitlich, und ein in frühen Stadien in das sich invaginirende Chordablastem gesetzter Defect würde, so wie dies bei Amphibien der Fall ist, am jeweiligen hinteren Ende des Embryos gelegen sein. Dieses Vordrängen oder Zurückweichen (intussusceptionelles bezw. appositionelles Wachsthum) kann nun durch gewisse Widerstände von der Medianebene nach den beiden Seiten hin abgelenkt werden. Dann kommt es zunächst zu einer partiellen Divergenz des terminalen Abschnittes des axialen Keimbezirkes. Diese Divergenz äussert sich vor allem an den dorsomedian gelegenen Componenten dieses Keimbezirkes. Das Chordablastem, welches unter normalen Verhältnissen mit seiner distalen Schmalseite in die Neuralplatte umbiegt, theilt sich in zwei Schenkel, die an der so entstandenen Randkerbe in die ebenso veränderte Neuralplatte umbiegen. Damit wird wohl eine partielle Bilateralität, eine theilweise Sonderung des ursprünglich vollkommen einheitlichen axialen Keimbezirkes in zwei distale, divergirende Schenkel angebahnt. Diese Erscheinung ist aber ein secundär entstandener und kein primärer Zustand. Besteht die Ablenkung fort, dann kann es beim weiteren Fortgange der Längenentwickelung zu einer vollständigen Sonderung der beiden Wachsthumscentren kommen, welche nach vorn die Axengebilde des Rumpfes und des Schwanzes apponiren. Es ist demnach auch der Keim für den Rumpf und Schwanz erst secundär paarig geworden. Diese beiden Keimbezirke waren ursprünglich neben der Medianebene vor und seitlich von dem am Keimscheibenrande, dorsomedian gesetzten Defecte gelegen und sowohl unter einander als auch mit den vorderen Abschnitten zu einem einheitlichen Complex vereinigt, der den Keim für sämmtliche Schwanzgebilde repräsentirt.

4) Die Region, wo die Spaltung beginnt, kann lediglich als Marke für die ursprüngliche Einstellung des dorsomedianen Urmundrandabschnittes benutzt werden. Insofern kann man mit KOPSCH sagen, dass die vor dieser Stelle gelegenen Zellcomplexe einen vorderen (dorsalen) Leibesabschnitt des Embryos gebildet haben. Dies ist jedoch keineswegs ihre ausschliessliche Leistung, weil sie auch die Axengebilde der übrigen Körperabschnitte produciren. — Andererseits aber ist diese Angabe von KOPSCH sehr erfreulich, weil KOPSCH für das correspondirende Feld bei den Selachiern eine viel kleinere Ausdehnung angenommen hat (Infundibularregion als hintere Grenze). Das durch diesen Eingriff aus der Entwickelung ausgeschaltete Zellmaterial ist wenigstens annähernd stationär geblieben und wurde allmählich von dem seitlich von ihm apponirten Materiale umringt.

5) Sobald einmal die seitliche Ablenkung so lange eingewirkt hat, dass die beiden Schenkel des axialen Keimbezirkes, speciell des terminalen Appositionskeimes, sich vollkommen von einander getrennt haben, kann man mit KOPSCH sagen, dass jede Hälfte des Endknopfes für sich allein auswächst (bezw. die Axenorgane nach vorn apponirt) und die von ihr zu bildende Körperhälfte erzeugt. Dabei ist jedoch irgendwelche Benutzung und Zuhilfenahme von Randringmaterial vollkommen ausgeschlossen, denn die benachbarten Abschnitte des Randringes sind ebenso zu ganz specifischen Leistungen bestimmt, wie die beiden Appositionskeime selbst. Sie entfalten sich mit und neben ihnen, sind aber ihnen nicht untergeordnet.

6) Was die von JABLONOWSKY beschriebene Spaltbildung anbelangt, so handelt es sich hierbei um eine partielle Divergenz des axialen Keimbezirkes, die nicht, wie unter normalen Verhältnissen, durch secundäre Ver-

einigung der divergirenden Abschnitte (Nahtbildung) zur Compensation gekommen ist. Hierbei handelt es sich aber insofern nicht um eine secundäre, sondern um eine primäre Trennung (als Vorgang), weil die beiden Schenkel nie gesondert waren, sondern als terminale Abschnitte eines einheitlichen Keimes auseinandergewichen sind. Ihre durch Nahtbildung erfolgende Vereinigung zum Endknopf erfogt secundär, also müsste eine von KOPSCH angenommene neuerliche Sonderung eigentlich einen tertiären Vorgang darstellen. Auf solche Weise würde das so überaus einfache Geschehen in einer sehr complicirten, den thatsächlichen Verhältnissen sicherlich nicht entsprechenden Weise gedeutet werden.

Das interessanteste Moment in der Organisation der beiden Katadidymi ist wohl die Ausbildung der (zum Theil segmentirten) medialen Mesodermstreifen. Auch KOPSCH hebt dies besonders hervor: „Die merkwürdigste Erscheinung ist die Nachbildung des Mesoderms der fehlenden Körperhälfte. Dieselbe ist unvollständig, und zwar einmal der Grösse nach, insofern als nur ein urwirbelartiges Gebilde von geringen Dimensionen und Seitenplatten überhaupt nicht gebildet wird; zweitens insofern als sie a) nicht in der ganzen Länge des gegliederten und ungegliederten (distalen, Verf.) Körperabschnittes und b) an den beiden Hälften desselben Embryos in verschiedener Stärke und an verschiedenen Stellen auftritt" (p. 233). Bei der Erklärung dieses Verhaltens zieht KOPSCH die Hypothese von der abhängigen Differenzirung nach ROUX zu Rathe und nimmt schliesslich nach umständlichen Erörterungen an, „dass sich der neue mesodermbildende Bezirk aus den im Wachsthumscentrum enthaltenen Zellen, aus den ‚Differenzirungshauptzellen' gebildet hat. Dies setzt aber eine ‚Umdifferenzirung' der betreffenden Zellen voraus". Wie sich KOPSCH dies vorstellt, hat er uns nicht verrathen. — Auf Grund morphologischer Erwägungen scheint mir folgende Erklärung naheliegend: An der Innenseite der beiden terminalen Schenkel des axialen Keimbezirkes (Appositionszone) folgen einander die Neuralplattenhälfte, die betreffende Hälfte des Chordablastems, der axiale Mesodermkeim und das Entoderm. Die Grenzen zwischen den einzelnen, streifenförmigen Componenten des axialen Keimbezirkes verlaufen parallel dem freien Rand der beiden Schenkel. In Folge der Spaltung erscheint nun der Gegendruck der anderen Seite aufgehoben. Dies zeigt sich nach erfolgter Abschnürung der einzelnen Componenten sehr deutlich an dem Vortreten des Entoderms, entlang dem ganzen betreffenden Spaltrande. Dieses Moment ist aber sicherlich auch in früheren Stadien wirksam und wird sich schon äussern, wenn sich die Mesodermkeime vom seitlich benachbarten Entoderm abzuschnüren beginnen. Auch diese in lebhafter Proliferation begriffenen Zellcomplexe werden ebenso wie das sie von der Seite her unterwachsende Entoderm das Bestreben haben, sich medialwärts unter dem sich differenzirenden Chordablastem bezw. der Chorda dorsalis vorzudrängen. Durch das Ausbleiben des Gegendruckes der anderen Körperseite werden ja ganz andere Bedingungen geschaffen, als sie unter normalen Verhältnissen bestehen. Da die Abschnürung des Mesoderms zu einer Zeit erfolgt, in der die Seitenplattenabschnitte bereits apponirt sind, an der Abschnürungsstelle also die Anlagen der Dorsalsegmente gelegen sind, so werden die Zellen, welche sich in dieser Entwickelungsphase medialwärts vorschieben, in Folge ihrer Lage und anderer Correlationen dazu befähigt sein, Dorsalsegmente zu bilden. Es sind also gewissermaassen versprengte mediale Abschnitte der axialen Mesodermflügel. Sie werden vielleicht unter dem Einflusse des über bezw. unter ihnen sich vorschiebenden Entoderms isolirt werden und sich nun vollständig an der medialen Seite in rudimentäre Dorsalsegmente differenziren. Da es sich hierbei um ein atypisches Geschehen handelt, so werden wir auch schon von vornherein keine Gesetzmässigkeit dieser Anlage zu erwarten haben. Auch Rückbildungserscheinungen können dabei im Spiele sein. So haben wir es also nicht unbedingt nothwendig zu den hypothetischen Annahmen der abhängigen Differenzirung und Umdifferenzirung zu greifen, die eigentlich keine Erklärungen, sondern nur Umschreibungen sind. Was die KUPFFER'sche Blase anbelangt, so kann dieselbe auch unter normalen Umständen paarig resp. einseitig angelegt sein. Dass sie sich auch bei den Spaltbildungen vorfindet, könnte eigentlich nicht gut möglich sein, wenn sie ein Derivat des Canalis neurentericus wäre. —

Da nach KOPSCH die Betrachtung der Organisation der Duplicitas anterior ergiebt, „dass der Knochenfischembryo durch das Auswachsen des Kopfes unter Benutzung von Randringmaterial in die Länge wächst, „so will ich versuchen, meine oben erörterte Auffassung auch gegen diese Darstellung zu vertreten. KOPSCH hat aus seinem reichen Beobachtungsmateriale zwei besonders interessante Fälle herausgegriffen. Der erste Fall ist eine Keimscheibe mit zwei Embryonalanlagen. „Am Randringe sind in mässiger Entfernung von einander zwei Embryonalanlagen aufgetreten. An der linken ist der Knopf schon ausgebildet und ragt über den Rand der Keimscheibe vor, an der rechten ist an Stelle des Knopfes eine flache Einbuchtung, welche dem Keimscheibenrande an dieser Stelle das Aussehen einer Selachierembryonalanlage giebt. Zwischen den beiden Embryonalanlagen befindet sich der von RAUBER als innere Zwischenstrecke bezeichnete Randringabschnitt" (vergl. p. 233). Der zweite Fall ist ein Anadidymus mit 37 Urwirbeln. KOPSCH hebt besonders hervor, dass der bei Oberflächenbetrachtung als einheitliches Gebilde erscheinende unpaare hintere Abschnitt der Doppelbildung zum grössten Theile noch aus den Fortsetzungen der beiden Vorderkörper besteht, dass ausser den beiden lateralen Urwirbelreihen noch eine intermediäre Reihe (vom 13.—30.) vorhanden ist, und dass nur der hinterste Abschnitt des Körpers ein einheitliches Gebilde mit einer Chorda, einem Medullarrohr und zwei lateralen Mesodermstreifen ist." — „Die Verschmelzung der medialen Urwirbelreihen erfolgt am 24. Urwirbel die Zahl der intermediären Urwirbel beträgt 18. Die Vereinigung der beiden Embryonen ist an symmetrischer Stelle erfolgt. Die vorderen Körperenden zeigen bis zur Verschmelzungsstelle (14. Urwirbel) die ihrem Stadium zukommenden Differenzirungen. Doch ist zu bemerken, dass an keinem der Köpfe die Augenanlagen erkannt werden können, welche bei normalen Embryonen mit grosser Deutlichkeit und Leichtigkeit wahrgenommen werden. Ferner ist die Gliederung des Gehirnes etwas zurückgeblieben. Die Gehörbläschen sind aber an beiden Köpfen gut und dem Stadium entsprechend ausgebildet. Dasselbe gilt von der folgenden Region bis zum 12. Urwirbel. An den 13. Urwirbeln beginnen die ersten Zeichen der Verwachsung, indem die einander zugekehrten Urwirbelränder nicht mehr deutlich zu erkennen sind. Die 14. Urwirbel sind schon mit ihren medialen Seiten verschmolzen, und der 15. ist ein äusserlich einheitliches Gebilde von vierseitiger Form. Von hier aus bis zum letzten der sichtbaren intermediären Urwirbel nimmt der transversale Durchmesser allmählich ab, so dass die beiden Chordae einander immer näher kommen. Ihre Vereinigung zur unpaaren Chorda erfolgt zwischen dem 30. und 31. Urwirbel. Eine scharfe Leiste innerhalb des cranialen Theiles der unpaaren Chorda deutet eine Strecke weit auf die stattgefundene Verschmelzung hin. Nachdem auch diese letzte Spur der Zweiheit verschwunden ist, erscheint der noch folgende Körperabschnitt als einheitliches Gebilde mit einem Neuralrohr, einer Chorda, linkem und rechtem Mesoderm. — Die Verschmelzung beider Embryonen beginnt an den am weitesten seitlich sich erstreckenden Organen, den Seitenplatten, dem Entoderm; dann folgen nach einander die Verschmelzung der Urnierengänge, der medialen Urwirbel der Medullarrohre und der Chordae." Es verschwinden nach eingetretener Vereinigung von den intermediären Organen der Reihe nach: die Seitenplatten, die Urnierengänge, die Venae cardinales postt., die medialen Hälften des Medullarrohres, die intermediären Urwirbel, die Subchordae. [Dabei ist hervorzuheben, dass 1) anfangs das Volumen der verschmolzenen (intermediären) Organe grösser ist, als das der entsprechenden lateralen Organe, 2) dass ihr Volumen ganz allmählich abnimmt, von der Verschmelzungsstelle an bis zum Punkte, wo sie aufhören, 3) dass die Organe ziemlich plötzlich aufhören (p. 240)].

Bei der Erklärung dieser Befunde geht KOPSCH von folgenden feststehenden Thatsachen aus: 1) „Es ist unbestritten, dass das erste sichtbare Zeichen der Doppelbildung bei den Knochenfischen in dem Auftreten zweier Embryonalanlagen an dem zelligen Randringe besteht. 2) Es ist ebenfalls unbestritten, dass diese beiden Embryonalanlagen im Laufe der Entwickelung früher oder später sich vereinigen, woraus folgt, dass der zwischen ihnen befindliche Randringabschnitt, die innere Zwischenstrecke RAUBER's, aufgebraucht wird, während der Zeit,

welche zwischen dem Auftreten der Embryonalanlage und dem Zusammentreffen der beiden Embryonen liegt (wozu dieses Material benutzt wird, darüber sind die Ansichten getheilt). Es ist weiter unbestritten, dass der hinter der Vereinigungsstelle liegende Körperabschnitt noch auf eine weite Strecke die Zusammensetzung aus zwei Körpern zeigt."

Unter Zugrundelegung dieser Thatsache giebt nun KOPSCH folgende Erklärung der beobachteten Befunde: „Die beiden, am Rande der Keimscheibe entstandenen Embryonalanlagen wachsen in die Länge und nähern sich, bis ihre hinteren Enden (Schwanzknospen) zusammentreffen. Damit letzteres eintreten kann, muss die Zwischenstrecke verbraucht werden. Nachdem die hinteren Enden sich vereinigt haben, wachsen sie neben einander her und bilden zwei mit einander verbundene Körper, deren verschmolzene Hälften allmählich schwächer werden und schliesslich ganz verschwinden. Wie soll nun das Schwächerwerden und plötzliche Aufhören der intermediären Organe gedeutet werden? Es liegen zwei Möglichkeiten vor: 1) Es könnten sich die Zellen innerhalb der beiden Schwanzknospen umdifferenziren, so dass aus den beiden mit einander verbundenen Schwanzknospen ein einheitlicher Knopf entsteht, dessen Zellen einen einfachen Embryo bilden. Hiergegen spricht, dass an denjenigen Stellen, an denen eins der intermediären Organe aufhört, kein anderes Organ einen Zuwachs an Volumen erhält, was eintreten müsste, wenn sich die Zellen der Schwanzknospe, aus denen dies Organ hervorgeht, plötzlich umdifferenziren würden. Ausserdem spricht die Thatsache dagegen, dass die intermediären Organe in einer bestimmten Reihenfolge an verschiedenen Stellen aufhören." 2) Die zweite Möglichkeit beruht auf folgenden Erwägungen: „Vor der Aufbrauchung der inneren Zwischenstrecke sind die Körperhälften an jedem der beiden Embryonen gleich, nach der Vereinigung der Schwanzknospen nehmen diejenigen Hälften beider Embryonen, welche nicht mehr mit dem Randringe direkt in Verbindung stehen, an Volumen allmählich ab und verschwinden schliesslich vollständig. — Da nun bei normalen Embryonen eine allmähliche Abnahme der beiden Körperhälften im postanalen Körperabschnitte erfolgt, bei dessen Bildung der Knopf (Schwanzknospe) keinen Zuschuss vom Randringe mehr erhalten kann, weil derselbe schon aufgebraucht ist, so könnte man sehr wohl auch das Schwächerwerden der intermediären Organe der Duplicitates antt. darauf zurückführen, dass ihre Wachsthumscentren nach der Vereinigung der hinteren Enden beider Embryonen, d. h. nach dem Verschwinden der inneren Zwischenstrecke keinen Zuschuss vom Randring mehr erhalten und sich bei der fortdauernden Abgabe von Material in Folge des Längenwachsthums des Körpers frühzeitiger erschöpfen, als diejenigen Wachsthumscentren, welche bis zum Dotterlochschluss den Zuschuss vom Randringe her erhalten" (p. 260).

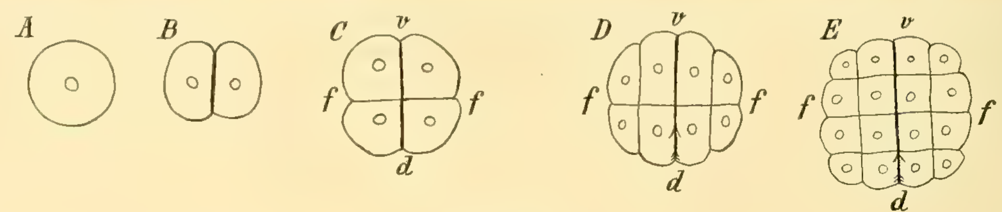


Fig. 261 A—E.

Von besonderem Interesse ist der Nachweis der beiden Embryonalanlagen am Rande der Keimscheibe. Diese Erscheinung bietet in Combination mit den über die Längenentwickelung und das Flächenwachsthum der Keimscheibe erhobenen Befunden die Basis für unsere Erklärungsversuche. Es ist wohl anzunehmen, dass diese Doppelbildungen in analoger Weise zu Stande kommen wie bei den Holoblastiern. — Dass solche Doppelbildungen bei den Teleostiern so häufig in Erscheinung treten, dürfte wohl durch den eigenartigen Furchungsmodus dieser Formen begünstigt werden. Wie die übereinstimmenden Angaben über die Furchung des Teleostiereies (vergl. SOBOTTA, 1896), dessen Keim sich schon vor dem Auftreten der ersten Furche vom Dotter löst, lehren, tritt bei den Teleostiern die dritte und vierte Furche parallel zu den ins Kreuz gestellten beiden ersten Furchen auf (vergl. Textfig. 261, Schema A—D). Die Blastomeren sind also im 16-Zellenstadium (Schema E)

schachbrettartig angeordnet. Durch die eine der beiden ersten Furchen wird nun in der Regel die Medianebene (im Schema durch eine breitere Linie angedeutet), durch die zweite die Frontalebene (im Schema *f—f*) inducirt und damit die Sonderung der activen dorsalen, von den dotterreicheren ventralen Blastomeren vollzogen. In der Regel sind die Grössenunterschiede zwischen den beiden Blastomerenpaaren nicht sehr auffällig. In den von HENNEGUY (1888) mitgetheilten Varianten treten sie deutlich in Erscheinung. War nun die Medianebene im Vierzellenstadium noch nicht inducirt (vergl. Textfig. 262, Schema A), so geschieht dies bei einer der beiden folgenden Paralleltheilungen. Daraus ergeben sich an einer Keimscheibe zwei neben einander liegende, vollkommen selbständig sich entwickelnde axiale Keimbezirke (vergl. Textfig. 262, im Schema B durch stärkere Linien und Pfeile gekennzeichnet, welche der caudocranialen Richtung der Körperaxe entsprechen). Wäre nun

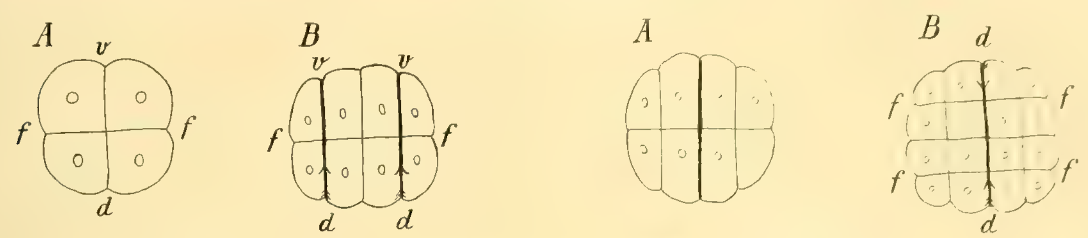


Fig. 262 A und B.

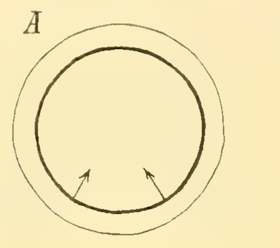
Fig. 263 A und B.

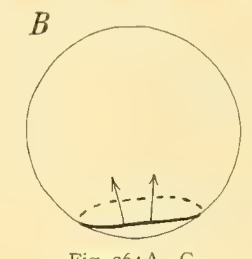
im Vierzellenstadium wohl die Medianebene, aber nicht die Frontalebene inducirt (vergl. Textfig. 263 A), dann würde die Sonderung der dorsalen von den ventralen Blastomeren erst im 16-Zellenstadium vollzogen werden (vergl. Textfig. 263 B). Die dorsalen Keimbezirke könnten dann einander gegenüber am Rande einer einheitlichen Keimscheibe (vergl. die Richtung der Pfeile im Schema der Textfig. 263 B) oder in deren Centrum gelegen sein. Nach den bisherigen Beobachtungen scheint nur die erste Variante entwickelungsfähig zu sein. In diesem Falle wachsen die Kopfanlagen dann einander entgegen (in der Richtung der beiden Pfeile) und können sich eventuell zu Craniopagen vereinigen.

In ganz extremen Fällen können, wie dies WETZEL (1900) an *Tropidonotus* beobachtet hat, beide Möglichkeiten gewissermaassen mit einander combinirt und im Vierzellenstadium weder die Median- noch die Frontalebene inducirt sein, also neben einander vier äqui-toti-potente Blastomeren vorhanden sein, von denen jedem einzelnen das Entwickelungsvermögen einer ersten Furchungszelle zukommt. Diese können sich entweder selbständig entwickeln oder es können z. B. zwei schon in frühen Furchungsstadien unter Inducirung einer gemeinsamen Medianebene zu einem Keime sich vereinigen, woraus dann im Ganzen nur drei Embryonen resultiren würden. Bei Amphibien sind so hochgradige Fälle, in denen sozusagen der erste Versuch der Induction der Frontal- und Medianebene missglückt ist, bisher nicht beobachtet worden. Die äusseren Bedingungen sind hierzu viel ungünstiger als bei den Meroblastiern. Ich wollte auf dieses Beispiel nur deshalb hinweisen, weil es zeigt, dass auch im Vierzellenstadium eine feste Determination der beiden ersten Furchungsebenen nicht vorhanden sein muss. Es scheint also, dass die von ROUX aufgestellte These: „Die Entwickelung der Froschgastrula und des zunächst daraus hervorgehenden Embryos ist von der zweiten Furchung an eine Mosaikarbeit und zwar aus mindestens vier vertikalen sich selbständig entwickelnden Stücken" (p. 454), auch selbst jener Einschränkung bedarf, die ROUX den differenzirenden Correlationen erst in der weiteren Entwickelung einräumen will.

Im vorliegenden Falle (KOPSCH) erscheint also im Vierzellenstadium wohl die Frontalebene, nicht aber die Medianebene inducirt. Die Längenentwickelung der beiden Keimbezirke erfolgt senkrecht auf den Rand der Keimscheibe, in radiärer, centripetaler Richtung. Dabei dürfte die invaginirte und nach vorn mit freiem Rande endigende Urdarmwand mit der Neuralplatte gleichen Schritt halten. Die mit einander convergirenden Neuralplatten werden, indem sie sich centralwärts verlängern, einander immer näher kommen und sich daher sicherlich

bis zu einem gewissen Grade in ihrer freien, ungestörten Entfaltung durch indirecte Druckwirkung behindern. Davon werden die vordersten Abschnitte mehr betroffen werden, als die näher dem Rande gelegenen. Auf diese Weise kommt vielleicht die mangelhafte Ausbildung des Vorderhirnes und der Augenblasen zu Stande. Es wäre aber zu erwarten, dass die einander abgewendeten Augenblasen der beiden Keime etwas besser ausgebildet wären, als die einander zugewandten. Vielleicht ist auf diesen Umstand bisher noch zu wenig geachtet worden. Diese störende Beeinflussung kann jedoch nicht lange Zeit andauern. Denn in dem Maasse, als der Dotter vom Randringe umwachsen wird, und dieser namentlich in seinen seitlichen und ventralen Abschnitten sich verengt, wird auch die Stellung der beiden, immer senkrecht auf den Rand eingestellten Körperaxen zunächst parallel und schliesslich divergent werden (vergl. Schema Textfig. 264 A—C). Ebenso wie die seitlichen und ventralen Randabschnitte bei der Umwachsung des Dotters allmählich kürzer werden (vergl. p. 910), wird dies auch an der sogenannten intermediären Strecke des Keimhautrandes der Fall sein, der ebenso, wie die ersteren, einen Abschnitt des peristomalen Mesodermkeimes enthält. In dem Maasse, als nun dieses, der Längenentwickelung der *Amphioxus*-Gastrula entsprechende Flächenwachsthum der Keimscheibe weitere Fortschritte macht und auch jene intermediäre Zone immer kürzer wird, werden die gleichfalls in die Länge wachsenden beiden axialen Keimbezirke einander genähert, bis sie schliesslich in der primären Medianebene, d. h. in der Ebene der einen der beiden ersten Furchen auf einander treffen (vergl. Schema Textfig. 264 C). Schon lange vorher musste dies an den von ihnen gebildeten,





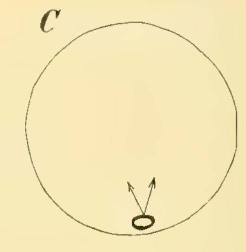


Fig. 264 A—C.

gegen einander sich ausbreitenden, mesodermalen Gebilden — zunächst an den Seitenplatten und schliesslich an den Dorsalsegmenten — der Fall gewesen sein. Dabei sind auch sicherlich Stauungserscheinungen vorhanden. Die Dorsalsegmente verschmelzen nun mit einander zu den sogenannten intermediären Urwirbeln. — So wie nun anfänglich die vorderen, so behindern nun die hinteren Wachsthumszonen — diese aber unmittelbar — einander in ihrer Entfaltung. Diese Behinderung wird um so grösser werden, je näher die beiden terminalen Appositionskeime bei ihrem convergenten Zurückweichen einander kommen. Es tritt nun eine ganz typische, insbesondere dem pathologischen Anatomen sehr wohlbekannte Erscheinung ein: die Druckatrophie. Ganz allmählich, mit der Steigerung des gegenseitig ausgeübten Druckes werden die einander zugekehrten medialen Abschnitte des Appositionskeimes, also zunächst die axialen Mesodermkeime, dann die Neuralplatten und schliesslich die dorsomedian gelegenen Chordablasteme auf einander stossen, sich zu unpaaren Gebilden vereinigen und sich gegenseitig in ihrer weiteren Entfaltung behindern — schliesslich in so hohem Grade, dass der Stillstand der Appositionsthätigkeit eintritt. Wahrscheinlich ist dieser Moment auch beim völligen Wachsthumsstillstande, beim Verschwinden der intermediären Randzone wirksam. Die medialen Hälften der Appositionskeime werden auf diese Weise vollständig eliminirt, worauf sich die lateralen, einander entgegenstrebenden Hälften zu einem einheitlichen Appositionskeim vereinigen und einen einheitlichen, hinteren Körperabschnitt produciren. Die Länge des letzteren wird von dem Zeitpunkte abhängen, in welchem die beiden Appositionskeime auf einander stossen, und dies hängt wiederum von der ursprünglichen Entfernung der beiden Keimanlagen ab, die sicherlich gewissen Variationen unterworfen ist. — Ich hoffe, dass dieser, „ohne Zuhilfenahme von Randringmaterial“ ausgeführte Erklärungsversuch den von Kopsch dargestellten Beobachtungsthatsachen entsprechen dürfte.

Wenn wir nun die Anlage des peristomalen Mesoderms bei den Selachiern und den Teleostiern vergleichen, so stellen wir gewissermaassen zwei Extreme neben einander. Bei den Selachiern, speciell bei *Torpedo* (nach den ausführlichen Angaben von ZIEGLER, 1892, und RÜCKERT, 1906) zeigt das peristomale Mesoderm am seitlichen und ventralen Urmundrande seine mächtigste Entfaltung. Es breitet sich an der Oberfläche der Dotterzellenschichte aus, ohne von dieser einen Zellschluss zu erhalten (VAN DER STRICHT, 1895). Es gewinnt schon frühzeitig, der grossen Flächenausdehnung entsprechend, eine netzförmige Anordnung. Ein breiter centraler Streifen der ringförmigen Anlagen differenzirt sich in Blut- und Gefässanlagen (Blutinseln), die innere concav begrenzte und die convexe äussere (Urmund)Zone bilden ausschliesslich Gefässanlagen, den inneren bezw. äusseren Randsinus (Dotterarterien bezw. Dottervenen). — Zuerst werden hingegen ebenso wie bei *Ceratodus* und den Amphibien nicht die ventralen, sondern die dorsolateralen — wahrscheinlich auch phylogenetisch älteren — Abschnitte des peristomalen Mesoderms gebildet und zwar in unmittelbarem Anschluss an das axiale Mesoderm. Zugleich mit dem letzteren wird bei der fortschreitenden Längenentwickelung des Keimes die peristomale ventrale Randzone nach vorn apponirt, deren vorderer Abschnitt, wie oben dargestellt wurde, den grössten Theil des Endocardiums liefert (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 5). Dann erst treten die in den seitlichen und ventralen Randabschnitten enthaltenen Mesodermkeime in Thätigkeit. Dadurch wird die peristomale Mesodermrandzone nicht nur verlängert, sondern auch verbreitert (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 5, 7). Mit der Ausbildung der Caudallappen wird auch die in deren seitlichen Rändern enthaltene peristomale Mesodermursprungszone entsprechend verlängert, die am freien distalen Rande der Caudallappen unmittelbar in den axialen Mesodermkeim übergeht. Nachdem die Urmundrinne durch die ventrale Naht verschlossen ist, lösen sich auch die ventralen peristomalen Mesodermabschnitte vom Entoderm und dem Ektoderm los und bilden nun die freien ventralen Ränder der Mesodermflügel. In diesem Zustande werden sie nach vollzogener Nahtbildung zugleich mit dem Canalis neurentericus von der terminalen Wachsthumszone auch nach vorn apponirt. Sie lösen sich in freie Mesodermzellen auf und bilden die Vena subintestinalis. Diese Vene setzt sich im Bereiche der hinteren Darmpforte bezw. des Dotterganges in die in der extraembryonalen Fortsetzung des Urmundrandes verlaufenden, daher paarig angelegten Dottervenen fort, deren Wandung gleichfalls von den peristomal entstandenen freien Mesodermzellen gebildet wird. Nach Vollzug der Dottersacknaht vereinigen sich diese Gefässe successive zu einer unpaaren medianen Vene (HOCHSTETTER, 1905; vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 8). Da der gesammte, weit ausgedehnte Urmundrand der Selachier dem eng umschriebenen Blastoporus- bezw. Cloakenrand des *Ceratodus* entspricht, so ist auch der ganze median verlaufende Stamm der Dottersackvene sammt dem präanalen Abschnitt der Vena subintestinalis dem engen circumanalen Venenringe des *Ceratodus* und der Amphibien zu homologisiren. Der nur vorübergehend bestehenden Vena subintestinalis des *Ceratodus* entspricht bei *Scyllium* der Stamm der Dotterarterie und die in dessen medianer Verlängerung gelegenen Gefässreiserchen. Die Dottersackvene der Selachier entspricht also nicht, wie RÜCKERT (HERTWIG's Handbuch, p. 1179) meint, dem präanalen, sondern ventrolateralen Abschnitten, die Vena subintestinales des Rumpfes den seitlichen Abschnitten der ganz kurzen circumanalen Verlaufstrecke der Subintestinalvene der Amphibien und des *Ceratodus*. Das Verhalten der Dottergefässe der Selachier kann demnach nicht im Sinne RÜCKERT's als ein Argument für die RABL'sche Hypothese vom secundären Dotterverlust der Amphibien gelten, die noch keineswegs bewiesen ist.

Bei den Teleostiern hingegen erscheint das peristomale Mesoderm am ventralen und seitlichen Urmundrande auf ein Minimum reducirt. Ein schmaler Mesodermsaum, der sich erst zur Zeit des Dotterlochschlusses ventral vervollständigt, entspringt dem Urmundrande. Dagegen wird von den dorsolateralen, unmittelbar an die paarigen, axialen Mesodermkeime anschliessenden Abschnitten des hufeisenförmigen peristomalen Mesodermkeimes zugleich mit den Mesodermflügeln während der ganzen Längenentwickelung ein schmaler ventraler Randstreif der letzteren apponirt, der vorn im Bereich der Pericardialsäcke beginnt und die sogenannte Randvene und

in deren distaler Fortsetzung die Vena subintestinalis liefert. Der grösste Theil des Endocardiums wird von vorderen Abschnitten des Angioskleroblastems geliefert (vergl. p. 794). Diesem könnte möglicher Weise auch die sogenannte intermediäre blutbildende Zellmasse zugehören (vergl. p. 874, Textfig. 258). Wenn sich diese Vermuthung bestätigen sollte, dann wäre in diesem Verhalten allerdings ein ziemlich erheblicher Unterschied in der Blutbildung bei den Teleostiern und den übrigen Anamniern gegeben. — Eine andere Möglichkeit, den Ursprung der intermediären Zellmasse der Teleostier (speciell bei *Gobius capito*) aufzuklären hat Marcus (1905), wie es scheint, mit Erfolg in Discussion gezogen. Eine Anzahl trefflicher Abbildungen erleichtert unsere Verständigung. Der Vergleich der Figg. 1—7 auf Taf. 22 l. c. mit meinen Textabbildungen 250 ff. von *Ceratodus* zeigt, dass in dem annähernd correspondirenden Entwickelungsstadium am hinteren Körperabschnitt im Wesentlichen dieselben Verhältnisse bestehen. Der Schnitt 1 trifft den axialen, der Schnitt 2 den peristomalen Mesodermkeim der terminalen Wachsthumszone. Von hier aus werden nach vorn die axialen Gebilde und unter diesen auch der neurenterische Strang nach vorn apponirt, welch' letzteren Marcus in etwas eigenartiger Auffassung der thatsächlichen Befunde als „Blutmesoderm" bezeichnet, allerdings mit Vorbehalt: „Die Bezeichnung Blutmesoderm ist also nicht erschöpfend für den Keil, da der Schwanzdarm, also Entoderm noch darin enthalten ist, freilich als Rudiment, so dass man ihn bei der Benennung vernachlässigen kann" (p. 350). Der Vergleich mit den ebenso klaren Verhältnitnissen, die sich bei den Selachiern (nach erfolgter Nahtbildung, speciell Schwanzabschnitt älterer Stadien), bei *Ceratodus* und den Amphibien darbieten, lehrt aber, dass der fragliche Zellstrang im abgebildeten Schnitte weder Blut noch Mesoderm bildet, sondern lediglich aus Entoderm und Ektoderm besteht und als neurenterischer Strang zu betrachten ist. Das peristomale Mesoderm kann nur im ventralen Rande der Mesodermflügel gelegen sein, wie dies das von einem jüngeren Embryo stammende Schnittbild Taf. 22, Fig. 8 ganz deutlich erkennen lässt. Mit dem Entoderm bezw. dem Dotter steht es in diesem Schnitte wohl nur in nachbarlichen Beziehungen. Die folgenden Schnittbilder (Fig. 5—7) lassen erkennen, dass sich das — wahrscheinlich vom ventralen Rande der Mesodermflügel sich ablösende — peristomale Mesoderm auflockert und in freie, spindelförmige Mesodermzellen auflöst, die nun auffallender Weise das Bestreben zeigen, sich an der Seite des Entoderms emporzuschieben. Die von einem älteren Embryo stammenden Schnitte (Fig. 10 und 11) zeigen diese Elemente des peristomalen Mesoderms bereits zwischen den Aortenanlagen und der dorsalen Urdarmwand. Sie bilden hier einen compacten Blutzellenstrang, dessen Elemente sich an der Seitenwand des Darmrohres bis an das ventrale Ende der Seitenplatten verfolgen lassen, welch' letztere „hier unten vom Blutstrange nicht abzugrenzen sind" (p. 345). Dies würde also auch dafür sprechen, dass die ventralen, peristomalen Randstreifen der Mesodermflügel, welche zugleich mit den axialen Mesodermflügeln von der terminalen Keimzone aus nach vorn apponirt werden und mit diesen also schon primär zusammenhängen, die Ursprungsstätten jenes dorsalen „Blutstranges" (der intermediären Zellmasse) sind. Wenn nun ein derartiger Process schon in früheren Stadien, zu einer Zeit, wo erst ein kurzer vorderer Abschnitt des segmentirten Körpers gebildet ist, einsetzt und zugleich mit der Apposition der axialen Gebilde bezw. der Längenentwickelung andauert, so wird es zur Bildung eines dorsalen, bis in das Gebiet des 7. Segmentes nach vorn reichenden Blutstranges kommen, dessen peristomaler Ursprung in ganz plausibler Weise erklärlich wird. Insofern stimme ich dem Grundgedanken der Marcus'schen Ausführungen bei. Allerdings habe ich die Abbildungen etwas anders interpretirt als Marcus selbst. Nach seiner Auffassung sollte jener dorsal verlagerte Blutstrang aus dem ventralen Abschnitte des neurenterischen Stranges hervorgehen. Dagegen sprechen, abgesehen von allem Anderen, schon die histologischen Befunde: „unter der Chorda liegt das Blutmesoderm, in dessen Mitte wir Kerntrümmer und blasse Zellen finden" (p. 342). Die terminalen Elemente des neurenterischen Stranges werden als Schwanzdarm unterschieden und sollen sich auflösen, während dessen ventraler Abschnitt durch den Afterdarm „in die Höhe geschoben wird und somit kappenförmig über den Darm zu liegen kommt" (p. 345). Marcus leitet also den dorsalen, aus anscheinend spindel-

förmigen, dicht an einander gedrängten Elementen bestehenden, zwischen der Aortenanlage und der dorsalen Urdarmwand eingekeilten Blutstrang, die intermediäre Zellmasse, von dem ventralen Abschnitte des neurenterischen Stranges ab, während ich an seinen Abbildungen den Eindruck gewinne, dass sie von den ventralen Rändern der Mesodermflügel herstammen und allmählich an der Seite des Darmes sich activ dorsalwärts emporschieben. — MARCUS versuchte seine Auffassung an zwei schematischen Darstellungen klar zu machen. Die eine derselben ist eine Copie nach VIRCHOW (1903) und stellt einen Querschnitt durch die axial vereinigten Caudallappen dar. An diesem Schnittbilde hat MARCUS „der grösseren Klarheit wegen" eine Modification vorgenommen, die allen unseren Erfahrungen über die Anlage und Ausbreitung des Mesoderms widerspricht. In den von VIRCHOW einheitlich gezeichneten, ventral noch mit dem Urmundrande zusammenhängenden Mesodermflügeln ist eine Spalte gesetzt, die das ventrale peristomale vom axialen Mesoderm sondern soll. Ein Blick auf mein Schema Taf. LXXXIV, Fig. 5, 7 wird zeigen, dass eine solche Trennung des Mesoderms der Caudallappen in den betreffenden Entwickelungsstadien niemals existiren kann. Der freie Rand des Mesoderms liegt viel, viel weiter nach vorn. Und wenn das vom seitlichen Urmundrande entspringende peristomale Mesoderm mit dem vom dorsolateralen Endabschnitte des peristomalen Mesodermkeimes aus, im unmittelbaren Zusammenhange mit dem axialen Mesoderm apponirten ventralen Randstreif des letzteren sich nicht vereinigt haben sollte (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 5 ××) — im Falle, dass z. B. beide in ihrer Entwickelung sehr zurückgeblieben wären — dann müssten die axialen Mesodermflügel zum mindesten einen ganz schmalen peristomalen Randstreifen besitzen. Durch diese irrige Auffassung wurde nun MARCUS dazu geführt, bei den Teleostiern einen ventralen, von den axialen Mesodermflügeln vollkommen isolirten peristomalen (peripheren) Mesodermblutstrang im Zusammenhang mit dem Entoderm darzustellen. Angenommen, es habe sich der zugleich mit dem axialen Mesoderm nach vorn apponirte ventrale Randstreifen von dem Entoderm der Appositionszone abgelöst, dann ist er aber frei und wird sich niemals etwa secundär mit der Wand des Canalis neurentericus vereinigen. Es ist also am Schema I nicht gerechtfertigt, 1) eine mediane Naht durch den neurenterischen Strang zu ziehen, weil derselbe im fraglichen Entwickelungsstadium als isolirter Strang nach vorn apponirt wird (wie bei *Ceratodus*, vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 14—17), 2) ein dorsales, rings von Entodermzellen umgebenes Lumen in den neurenterischen Strang einzuzeichnen, 3) die ventralen Elemente des neurenterischen Stranges mit dem peristomalen Mesoderm und Ektoderm vereinigt darzustellen, und 4) diese rein ventralen Elemente als Mesoderm zu bezeichnen. Die Elemente, welche den Blutzellenstrang liefern, sind aller Wahrscheinlichkeit nach bei *Cobius capito* in den ventralen Kanten der Mesodermflügel gelegen, die sich möglicher Weise erst weiter proximal differenziren. Das eine aber widerstreitet allen unseren Erfahrungen, dass das peristomale Mesoderm ohne Verbindung mit dem axialen Mesoderm in die Wand des Canalis neurentericus eingeschaltet sein sollte. Wenn also unsere Deutung im Speciellen von der Darstellung von MARCUS abweicht, so ist es nichtsdestoweniger ein unbestrittenes Verdienst von MARCUS, auf Verhältnisse aufmerksam gemacht zu haben, die es in der That ermöglichen, die dorsal gelegenen intermediären Blutstränge der Teleostier vom peristomalen Mesoderm anderer Wirbelthierformen abzuleiten. Weitere Untersuchungen werden noch über die gegenseitigen Beziehungen des Angiosklerotoms und des Angiohämoblastems an der Dorsalseite des Darmes und über ihren Antheil an der Blut- und Gefässbildung Aufschluss zu geben haben. Bestätigen sich die Befunde von MARCUS auch an anderen Knochenfischen, dann würden zwischen diesen Formen und den Selachiern hinsichtlich der Blutbildung nur graduelle Unterschiede bestehen, insofern als bei den Selachiern — speciell bei *Torpedo* — (bei den Squaliden nicht in solchem Grade) hauptsächlich die ventralen, bei den Teleostiern aber die dorsolateralen Abschnitte des peristomalen Mesodermkeimes an der Blutbildung betheiligt sind. — Berücksichtigen wir ferner, dass die dorsolateralen Abschnitte des peristomalen Mesodermkeimes bei allen bisher daraufhin untersuchten Anamniern die Bildung des peristomalen Mesoderms einleiten und während der ganzen Entwickelung in Thätigkeit sind, dass ferner *Amphioxus* noch kein ventrales peristomales

Mesoderm besitzt, dass also wahrscheinlich die dorsolateralen Abschnitte des peristomalen Mesodermkeimes die phylogenetisch älteren Theile desselben sind, so werden wir die Verhältnisse bei den Teleostiern nur hinsichtlich der Lagerung, aber nicht hinsichtlich des Ursprunges der blutbildenden Mesodermabschnitte modificirt finden. Die eine Frage aber, ob bei den Vorfahren der Teleostier das von den seitlichen und ventralen Urmundabschnitten hervorsprossende peristomale Mesoderm auch Blutzellen geliefert hat, ob also jene dorsolateralen Abschnitte den ursprünglichen (enger begrenzten) Keim des Angiohämoblastems repräsentiren, oder nur vicariirend für die (secundär ausgeschalteten) ventralen und seitlichen Abschnitte des peristomalen Mesoderms sich so mächtig entfaltet haben, bleibt noch ungelöst.

Von dem schematischen Querschnitte durch einen Selachierkeim (Fig. 4, Taf. LXXXIII) unterscheidet sich der Schnitt auf Fig. 6, Taf. LXXXIII — abgesehen von dem bereits p. 886 erörterten Verhalten des Urdarmes — in der Anordnung der Randzone. Die dem abgelösten Urmundrande der Selachierkeimscheibe der Lage nach entsprechenden marginalen Elemente des Blastoderms erscheinen rechterseits in ihrem ursprünglichen Zusammenhange mit den peripheren Resten des Keimsyncytiums, welches den centralen Makromeren des vegetativen Poles der Amphibienblastula entspricht. Es ist daher auch die peristomale Mesodermursprungszone, jener integrirende, zwischen dem ektodermalen und entodermalen Feld des Blastoderms eingeschaltete Zellcomplex, in seinem ursprünglichen, indirecten Zusammenhange mit dem Keimsyncytium erhalten. Von diesem Zellcomplex erscheint linkerseits das Ektoderm abgelöst. Es scheint frei an der Oberfläche des Dotters centrifugal vorzuwachsen, während die mesodermalen und entodermalen Elemente der Randzone allmählich nachfolgen. Wenn nun die im Präparate scheinbar in den Dotter versenkten, dem Keimsyncytium unmittelbar anliegenden mesodermalen Elemente des Blastoderms zu proliferiren und sich abzulösen beginnen und sich zu Blutinseln und Gefässanlagen differenziren, dann gewinnt man den Eindruck, als ob diese Gebilde aus dem zelligen Dotter stammen würden und entodermalen Ursprunges wären. In diesem Sinne ist denn auch das Verhalten bisher allgemein aufgefasst worden. — Der Vergleich eines solchen Querschnittes durch einen Vogelkeim mit einem solchen durch einen Selachier- oder Amphibienkeim lehrt jedoch, dass diese blut- und gefässbildenden Zellen nicht etwa abgelöste Dotterzellen („Dotterträger", Graeper 1908) oder entodermale Elemente sind, sondern Abkömmlinge eines integrirenden mesodermalen Bestandtheiles der Blastodermrandzone, des sogenannten Keimwalles, darstellen, die bei den Vögeln in besonders innigen Contact mit dem Dotter getreten sind und sicherlich schon im Blastulastadium zu ihren Leistungen bestimmt waren. —

Vergleichen wir nun einen Längsschnitt durch einen Selachierkeim mit einem solchen durch einen Amnioten- (z. B. einen Reptilien)keim, Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 31 und 33), so fällt uns auf, dass beim ersteren der Durchschnitt durch das Angiohämoblastem an der vorderen, beim letzteren an der hinteren Seite des Embryos gelegen ist. Er breitet sich beim Reptil gegen den Rand der Keimscheibe bezw. gegen den vegetativen Pol, beim Selachier in der entgegengesetzten, centripetalen Richtung aus. Bei den meisten Reptilien liefert dieser peristomal entstandene Abschnitt des Angiohämoblastems sämmtliche Gefäss- und Blutanlagen der betreffenden Region. Beim Vogel hingegen (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 34) tritt er in Beziehung zu jenen mesodermalen Elementen des ringförmigen Keimwalles und liefert gemeinschaftlich mit diesen die betreffenden Blut- und Gefässanlagen. — Ungeachtet der verschiedenen Anordnung des centrifugal bezw. centripetal vorwachsenden Angiohämoblastems wurden diese Zellcomplexe bisher, insbesondere von Rückert (1906) und Rabl (1897) als Abkömmlinge der — scheinbar — ventralen Urmundlippe, als dem ventromedianen Abschnitte des peristomalen Mesoderms der Amphibien homolog betrachtet. Gegen diese Auffassung spricht zunächst Folgendes: Es ist eine bei den Anamniern und den Wirbellosen geradezu fundamentale und gesetzmässige Erscheinung, dass die Dotteransammlung auf die Mitte des vegetativen Poles concentrirt ist, welch' letzterer zwischen der (virtuellen)

dorsalen und der ventralen Urmundlippe gelegen ist. Würde nun bei den Amnioten wirklich die der dorsalen Urmundlippe gegenüberliegende Ursprungszone des peristomalen Mesoderms (des Angiohämoblastems) einer ventralen Urmundlippe bezw. einem der ventralen Urmundlippe des *Amphioxus* und der Amphibien homologen Urmundabschnitte angehören, dann müsste bei den Vorfahren der Amnioten die Dotteransammlung an einer Stelle des Eies aufgetreten sein, die der dorsalen Urmundlippe gerade gegenüber, d. h. zwischen der ventralen Lippe und dem animalen Pol, also in der äquatorialen Region des Eies gelegen war. Damit wäre ein durchgreifender Unterschied zwischen den Anamniern und Wirbellosen einerseits, den Amnioten andererseits gegeben, den wir nicht so ohne weiteres annehmen dürfen.

Diese Thatsache möchte ich insbesondere gegen RABL's Ausführungen (l. c. p. 50 ff.) hervorheben. Wer die beträchtliche Ausdehnung des hellen Entoderm- bezw. Dotterfeldes am vegetativen Pole eines gastrulirenden Amphibienkeimes gesehen und Schnitte durch solche Stadien angefertigt hat, wird nicht darüber im Zweifel sein, dass die Hauptmasse der Dotterzellen mit jenem Entodermfelde zusammenhängt und diesem zugehört. Wie das Dotterfeld allmählich eingeengt wird und schliesslich von der Oberfläche verschwindet, hat bereits GOETTE 1875 ausführlich beschrieben und abgebildet. — Ich habe auf diese Verhältnisse bereits an anderer Stelle (1908) hingewiesen. Bei einer neuerlichen Durchsicht der Literatur finde ich, dass auch KEIBEL (1894) diese Folgerungen RABL's als einen Trugschluss erkannt hat. KEIBEL bemerkt hierzu: „Es muss hervorgehoben werden, dass der Dotterpfropf eine sehr wechselnde Grösse hat; in frühen Stadien der Gastrulation ist er ausserordentlich gross, später wird er kleiner und kleiner. Ebenso verändert sich auch die Lage des Dotters zu dem sich entwickelnden Keim fortwährend. Nun wirkt aber doch die grössere Dottermenge nicht nur schon in den frühesten Stadien der Gastrulation, sondern sogar noch früher ein" (p. 100). — Die von RABL vertretene Auffassung erscheint demnach unhaltbar. — Die nur scheinbar analogen Verhältnisse bei den Crustaceen können nicht zum Vergleiche oder gar zum Beweise herangezogen werden.

Es wurde oben für *Ceratodus* und die Amphibien angegeben und bewiesen, dass sämmtliche Axengebilde des Embryos von einem circumscripten Zellcomplex des Blastoderms geliefert werden, welcher nach erfolgter Invagination die dorsale Urmundlippe bildet. Das dorsomedian gelegene Chordablastem und die zu dessen Seiten gelegenen paarigen axialen Ursprungszonen des Mesoderms werden durch die dem Urmundrande entlang laufende peristomale Mesodermursprungszone zu einem Ringe ergänzt, der das ektodermale vom invaginirten entodermalen Felde des Blastoderms scheidet (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1). Bei den meroblastischen Anamniern besteht nun dasselbe fundamentale Verhalten; es erscheint nur insofern modificirt, als das Entodermfeld durch die Dotteransammlung an Ausdehnung erheblich zugenommen hat und jene mesodermale Ringzone dem animalen Pole relativ viel näher liegt (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 2; in Fig. 1 ist dem Beschauer der vegetative, in Fig. 2 der animale Pol zugewendet). Bei den Selachiern wird dieser weite Urmund, wie bereits erwähnt, durch die Verwachsung seiner Ränder vollständig zur Obliteration gebracht. Dieser Process nimmt an der dorsalen Urmundlippe seinen Ausgang und führt zu einem temporären Verschluss der Afteröffnung, die erst später durchbricht. Stellen wir uns nun vor, es würde schon in einem Gastrula- oder Neurulastadium eine partielle Vereinigung seitlicher, rascher vorwachsender Randabschnitte eines so ausgedehnten Urmundes eintreten, jedoch in der Weise, dass der dorsale Urmundrand frei bleibt, also z. B. an einem Teleostierkeim. (Bei den Selachiern erscheint ein solcher Vorgang in Folge der Stellung der Caudallappen nicht so leicht möglich.) In diesem Falle würde beim Beginne der Connascenz das in den schematischen Figg. 9 und 10 der Taf. LXXXIV, sowie Taf. LXXXIII, Fig. 9 dargestellte Verhalten resultiren. Der Urmund würde in zwei Oeffnungen zerlegt sein, eine proximale (dorsale), die spätere Cloakenöffnung (*a*), und eine ventrale, welche den Rand der Keimscheibe bildet. Hat dieser kreisförmige Rand bei der Ausbreitung der Keimscheibe den grössten Umfang des Dotters erreicht, dann kann — mit oder ohne Connascenzerscheinungen — eine allmähliche Verengung und schliesslich eine Obliteration dieses

ventralen Urmundabschnittes eintreten. Vollzieht sich die partielle Verwachsung der seitlichen Randabschnitte des Urmundes bezw. dessen Scheidung in zwei gesonderte Oeffnungen schon frühzeitig, dann wird die in den sich vereinigenden Randabschnitten gelegene Mesodermursprungszone in die Nahtstelle (Dottersacknaht) eingelagert sein (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 9). Beim weiteren Vorwachsen des gesammten ventralen Urmundrandes kann die zwischen den ektodermalen und den entodermalen Blättern der Nahtstelle gelegene Mesodermschichte in der Mitte dehiscent werden und erscheint dann in zwei Abschnitte gesondert, die einerseits dem ventralen Afterrand, andererseits dem Ringe der peripheren Urmundöffnung angehören (vergl. Taf. LXXXIII, Fig 9, rechts). Auf diese Weise kann es zu einer Theilung der ursprünglich einheitlichen peristomalen Mesodermursprungszone (des Angiohämoblastems) kommen. Der dem dorsalen Urmundabschnitte angehörige Theil des peristomalen Mesoderms könnte sich selbständig in centrifugaler Richtung, im Bereiche der Area pellucida, gegen den Keimscheibenrand hin entfalten (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 11; Taf. LXXXIII, Fig. 5) und — so wie es bei den meisten Reptilien der Fall ist — das gesammte Dottergefässnetz und die zugehörigen Blutanlagen liefern, oder bei seiner peripheren Ausbreitung sich mit dem im ventralen Urmundrande gelegenen Abschnitte des peristomalen Mesoderms vereinigen und gemeinsam mit diesem die Blut- und Gefässanlagen bilden. Letzteres Verhalten ist bei den Vögeln die Regel (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 12, sowie Taf. LXXXIII, Fig. 6). Bei den meisten Reptilien betheiligt sich der im Keimwalle gelegene Abschnitt einer peristomalen Mesodermursprungszone nicht an der Blut- und Gefässbildung. Sie ist wohl secundär abortiv geworden. In dieser Hinsicht sind die Angaben von Schauinsland (1903) von Interesse, nach welchen bei *Hatteria* das vom ventralen Rande des dorsalen Urmundbezirkes ausgehende peristomale Mesoderm schon frühzeitig den Keimwall erreicht, dessen Elemente sich an der Bildung der Blut- und Gefässanlagen betheiligen sollen.

Die partielle Verdickung der Dotterzellenplatte, welche Rückert in den Abbildungen p. 853 und 854 aus dem vorderen Abschnitte der Area pellucida darstellt, liegt nicht im Bereiche jenes ventralen Theiles der peristomalen Mesodermursprungszone. Es ist übrigens aus der betreffenden Abbildung nicht mit Sicherheit zu entnehmen, dass thatsächlich an der betreffenden Stelle eine Abgabe von Zellmaterial an das Mesoderm stattfindet.

Die Uebereinstimmung der Querschnitte durch einen Selachier- und einen meroblastischen Amnioten- (Sauropsiden-)keim hinsichtlich der allgemeinen Topographie der Blut- und Gefässanlagen (des Angiohämoblastems) ist eine so auffällige, dass sich die Deutung des Keimwalles als eines Urmundrandes geradezu aufdrängt. Die sich im Einzelnen ergebenden Unterschiede sind in dieser Hinsicht nicht von Belang und vor allem auf die bei den Anamniern noch obwaltende Tendenz zurückzuführen, den Dotter möglichst schnell und vollständig zu umwachsen. So kommt es, dass sich bei den Anamniern das (freie) Entoderm des Urmundrandes (Keimscheibenrandes) schon frühzeitig von den entodermalen Elementen des Syncytiums ablöst. Der Urmundrand schiebt sich nun in seiner ursprünglichen Form über den Dotter vor, seine Componenten (Ektoderm, peristomaler Mesodermkeim, Entoderm) bleiben mit einander in ihrem primären Zusammenhange. — Bei den Sauropsiden hingegen bleiben das Entoderm und der peristomale Mesodermkeim im Zusammenhange mit den entodermalen Elementen des Syncytiums — so wie bei den Amphibien das Entoderm des ventralen Urmundrandes mit dem Entodermfeld des Dotterpfropfes in Continuität bleibt. Dieses Verhalten ist sicherlich insofern als ein sehr primitives zu betrachten; — für die Untersuchung aber ist es weniger günstig, weil dadurch die scharfe Abgrenzung des Urmundrandes in Folge der vollständigen Unterdrückung der Invagination schwerer durchführbar, ja geradezu unmöglich wird. Bei der Umwachsung des Dotters bleiben nun bei den Sauropsiden die einzelnen Componenten des Urmundrandes nicht im Zusammenhange. Das Entoderm löst sich los und umwächst mit freiem Rande den Dotter. Allmählich folgen die beiden übrigen Componenten, anfangs in innigem Zusammenhange mit dem Dotter nach. Nach der Ablösung und Differenzirung des peristomalen Mesoderms (diese Vorgänge erfolgen im Wesentlichen

in derselben Weise, wie bei den holoblastischen Anamniern und Selachiern) bleibt das Entoderm allein an der Dotteroberfläche zurück. Durch die allmähliche Ausbreitung der Dotterzellenschichte wird es vorgeschoben, bis schliesslich der ganze Dotter vor einer ihm unmittelbar anliegenden Zellschicht umgeben ist. Diese besteht aus entodermalen Elementen und aus der Dotterzellenschichte und liefert das Dottersackepithel. Da der primäre Zusammenhang der entodermalen Randzone der Keimscheibe mit den entodermalen Elementen des Syncytiums aufrecht erhalten bleibt, kann sich die Umwachsung des Dotters durch das Dottersackepithel viel langsamer vollziehen, als bei den meroblastischen Anamniern. Bei den letzteren macht die ventrale Urmundlippe wenigstens den Versuch, sich der dorsalen zu nähern — was ihr bei den Teleostiern noch gelingt. — Bei den Selachiern ist dies durch die erhebliche Dotteransammlung unmöglich geworden.

Bei der Berücksichtigung der vorgebrachten Vergleichsmomente werden wir nun darüber nicht mehr im Zweifel sein, dass der Keimscheibenrand der Sauropsiden in seiner ursprünglichen Gestalt (Keimwall) am Querschnitte thatsächlich dem Urmundrande der meroblastischen und holoblastischen Anamnier entspricht. Betrachtet man ihn in toto, so ergiebt sich ferner, dass er nur den ventralen und seitlichen Abschnitten des letzteren entsprechen kann. Wir können also auch für die Sauropsiden den Standpunkt HERTWIG's (1892) nicht vertreten. HERTWIG hält bekanntlich auch heute noch an seinen damaligen Ausführungen (vergl. p. 443: „Ich muss mich daher entschieden gegen eine noch immer weit verbreitete Ansicht aussprechen, nach welcher der ganze Rand der Keimscheibe bei meroblastischen Eiern als Urmundrand bezeichnet wird. Nichts ist verkehrter als eine solche Vergleichung") fest. HERTWIG fordert von einem Urmundrande, dass ein Umschlag vorhanden sein müsse. Das Vorhandensein eines Umschlages ist nun nicht das einzige Kriterium zur Bestimmung des Urmundrandes. Der Umschlag, d. h. die durch die Invagination hervorgerufene Anordnung der Keimblätter am Urmundrande, kann durch eine erheblichere Dotteransammlung vollständig unterdrückt, die Invagination kann ganz unmöglich gemacht werden. Dies tritt auch in früheren Stadien der Amphibienentwickelung an der ventralen Urmundlippe in ganz eindeutiger Weise zu Tage. Bei den meroblastischen Anamniern hat sich das marginale Entoderm durch seine Ablösung von den entodermalen Elementen des Syncytiums gewissermaassen vom Dotter frei gemacht und kann sich daher noch invaginiren. Bei den meroblastischen Amnioten hingegen bleibt dieser Zusammenhang bestehen, und damit ist die Invagination vollständig unmöglich geworden. In solchen Fällen kommt nun dem peristomalen Mesodermkeim, welcher einen integrirenden Bestandtheil des Urmundrandes bildet, eine viel grössere Bedeutung zu. Das Entoderm ist, da es sich nicht invaginiren kann, zu einem nebensächlichen Bestandtheile geworden, das Mesoderm, der phylogenetisch jüngste Bestandtheil, hingegen wird durch die Dotteransammlung in seiner Entfaltung nicht im geringsten gestört. Es bildet nun den für den Aufbau und die Erhaltung des Organismus wichtigsten Componenten des (virtuellen) Urmundrandes. —

Es lag nicht im Rahmen der vorliegenden Arbeit, auf die zahlreichen Einzelbefunde, die sich hinsichtlich der Anlage und Differenzirung des Keimwalles bei den verschiedenen Sauropsidenformen ergeben, näher einzugehen. Die umfassenden Darstellungen RÜCKERT's (1905) im HERTWIG'schen Handbuche haben dies auch wohl überflüssig gemacht. Es sollte nur auf die allgemeineren Gesichtspunkte hingewiesen werden, die sich beim Vergleiche der Blut- und Gefässanlagen am Keimscheibenrande der meroblastischen Anamnier und Amnioten in ganz ungezwungener Weise — sozusagen von selbst — ergeben. — DUVAL (1884) ist auf einem anderen Wege zu einer ähnlichen Auffassung gelangt. Ob sich aber wirklich in der Ontogenese der Sauropsiden noch Anzeichen einer Sonderung des ursprünglich einheitlichen Urmundes in einen centralen (peripheren) und dorsalen (centralen) Abschnitt nachweisen lässt, möchte ich bezweifeln. Bisher sind keine einwandsfreien Befunde erhoben worden, die in diesem Sinne verwerthbar wären. Wie es scheint, kommen die beiden Urmundabschnitte vollkommen getrennt zur Anlage und Entfaltung. So ist uns denn der peristomale Mesodermkeim als das einzige und verlässliche Document aus diesem Processe erhalten geblieben.

Bei den Sauropsiden kommt es nach Vereinigung der vorderen, das mesodermfreie Feld umfassenden Abschnitte der Gefässanlagen zur Bildung einer inneren und einer äusseren Randvene, die je nach dem Verhalten des Keimwalles verschieden zu beurtheilen sind. Bei denjenigen Reptilien, deren Blut- und Gefässanlagen ausschliesslich von dem dorsalen Abschnitte des peristomalen Mesoderms gebildet werden, sind beide Randvenen sowie der vordere mediane Abschnitt des sie verbindenden Gefässnetzes aus dem freien Rande des peristomalen Mesoderms dieses Urmundbezirkes hervorgegangen. Dieses Verhalten ist inbesondere beim Vergleich mit dem Dottergefässnetz der Selachier zu berücksichtigen. Ich kann daher die Auffassung RÜCKERT's nicht theilen, dass der innere Venenring der Reptilien dem der Selachier (primäre Dottervenen, spätere Dotterarterien) entspreche (p. 1199). Es entsprechen vielmehr beide Venenringe der Reptilien, sowohl der innere wie der äussere, sammt jenem ventromedianen Abschnitte des sie verbindenden Gefässnetzes nicht einmal der ganzen, sondern nur etwa der dorsalen Hälfte des inneren Venenringes der Selachier. Das Homologon des zugehörigen äusseren Venenringes der Selachier wäre bei den Reptilien in der Umgebung des Afters zu suchen. Die Anlagen der Randvenen waren eben bei den Reptilien ursprünglich bilateralsymmetrisch und haben sich erst secundär mit einander vereinigt. Ein solches Verhalten kommt bei den Selachiern in analoger Weise gar nicht zur Ausbildung. Bei den Selachiern erfolgt, wie HOCHSTETTER und VIRCHOW gezeigt haben, die Vereinigung der freien Ränder des peristomalen Mesoderms bezw. der Dotterarterien in centrifugaler Richtung, im unmittelbaren Anschlusse an das Pericardium und zwar verhältnissmässig sehr spät. Vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 8, *D.a.* Richtung des Pfeiles. Ein dem Verhalten bei den Reptilien entsprechender Zustand würde sich dann ausbilden, wenn z. B. die in der Abbildung (Taf. LXXXIV, Fig. 7) zwischen den Buchstaben *a* und *d* gelegenen Abschnitte des peristomalen Mesoderms sich beiderseits stärker entfalten und im Bereiche der Strecke *bc* sich ventromedian vereinigen würden. Dem Halbringe *ab* würde der innere, dem Halbringe *cd* der äussere Venenring der Reptilien entsprechen, beide sind aber aus Abschnitten des inneren Venenringes der Selachier hervorgegangen. Die Strecke *bc* entspräche dem vorderen, die Strecke *de* dem hinteren medianen Abschnitte des Dottergefässnetzes der Reptilien (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 11). Das correspondirende Verhalten ist in Taf. LXXXIV, Fig. 3 in die Seitenansicht eines *Ceratodus*-Embryos eingetragen. Die Abschnitte *ded'e'* kommen nur bei solchen Sauropsiden zur Anlage, deren Keimwall sich an der Blut- und Gefässbildung betheiligt. In solchen Fällen sind die beiden Venenringe und der sie verbindende vordere mediane Abschnitt des Gefässnetzes dem gesammten inneren Venenringe (vordere Dottervene, spätere Dotterarterien) der Selachier homolog zu setzen. Bei den Amphibien entspricht diesem ganzen Gefässzuge ein vorderer Abschnitt der nur kurze Zeit bestehenden Vena subintestinalis. Dem inneren Ringe entspricht der proximalste Theil dieses Gefässes, welcher ebenso wie dieser mit der Herzanlage primär in Verbindung steht — wird doch der grösste Theil des Endocardiums zugleich mit den proximalen Abschnitten der Dottervenen vom vorderen Ende des peristomal entstandenen Randstreifens der axialen Mesodermflügel gebildet. Es ist mir daher unerklärlich, warum RÜCKERT nur den äusseren Randsinus der Reptilien den Blutsträngen der Amphibien homologisirt und jene secundär sich erweiternde Verbindung zwischen den beiden Venenringen der Reptilien, die also einem mittleren Abschnitte der Vena subintestinalis der Amphibien entspricht, mit den primären Beziehungen des inneren Venenringes bezw. dieser Vene zur Herzanlage in eine Parallele bringt (p. 1200). —

Bei der Beurtheilung des bei holoblastischen Säugethieren (*Sorex*, *Tarsius*, Schaf, Maus, nach den Angaben HUBRECHT's, BONNET's und ROBINSON's) aus dem sogenannten Entoblastwall hervorgehenden blut- und gefässbildenden Mesoderms sind vor allem die Veränderungen zu berücksichtigen, die durch den Dotterverlust geschaffen werden. Stellen wir uns vor, es werde an einem Sauropsidenkeime die Dotteransammlung geringer, so dass die Kerne der peripheren Elemente des Keimsyncytiums, sowie die ihnen entsprechenden Makromeren der Amphibien wieder an den vegetativen Pol zu liegen kommen (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 8,

rechte Seite). Bei weiterer Verringerung des Dotters wird es überhaupt nicht mehr zur Bildung eines Syncytiums kommen, die Entoderm- und die Dottervenen werden wieder selbständige Zellelemente darstellen (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 8, linke Seite), kurz, es werden sich in dieser Hinsicht wieder ähnliche Verhältnisse ausbilden wie bei den Amphibien (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 1). Die ventrale Urmundöffnung erscheint erheblich verengt und dementsprechend die zugehörige peristomale Mesodermursprungszone verkürzt. Die beiden Urmundabschnitte erscheinen vollkommen von einander gesondert, desgleichen die zugehörigen Mesodermursprungszonen. Am dorsalen Urmundbereiche vollzieht sich die Invagination in der normalen Weise. Der Verschluss des ventralen Urmundabschnittes kann, da derselbe nicht durch die Dottermasse erweitert erscheint, sich rascher vollziehen, und zwar in derselben Weise, wie bei den recenten Sauropsiden und Selachiern (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 9).

Das Verhalten des ventralen Urmundabschnittes des Schemas Taf. LXXXIII, Fig. 8, zeigt nun eine ganz auffallende Aehnlichkeit mit den sogenannten Morulastadien der Säugethierentwickelung, die durch die Untersuchungen VAN BENEDEN's (1880), DUVAL's (1896) u. A. bekannt geworden sind (vergl. Schema Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 39). Wir haben allen Grund, anzunehmen, dass die am vegetativen Pole frei liegenden Zellen des sogenannten Furchungskugelrestes den entodermalen und mesodermalen Elementen des Keimwalles der Sauropsiden bezw. des virtuellen ventrolateralen Urmundabschnittes der Amphibien entsprechen (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 1). Die übrigen Elemente des centralen Zellcomplexes entsprechen der Dotterzellenmasse dieser Formen. Eine Grenze zwischen der äusseren, epithelialen Zellschichte und dem centralen Zellcomplexe lässt sich indess in frühen Entwickelungsstadien nicht ziehen, denn es ist bereits bei mehreren Formen beobachtet worden, dass sich oberflächlich gelegene Elemente des letzteren in die erstere einreihen. Aehnliches ist ja auch bei den Amphibien der Fall, bei denen im Blastulastadium eine scharfe Abgrenzung des oberflächlichen Blastomerenmantels von der Dotterzellenmasse nicht möglich ist und das später einschichtige Ektoderm aus den Elementen der — zwei bis drei — oberflächlichen Zelllagen der Blastula entsteht. Da die Blastula der Säuger nicht als Coeloblastula angelegt wird, sondern als solider Zellhaufen (vergl. Schema Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 35—38), so lässt sich die Herkunft der ersten Elemente des sogenannten centralen Furchungskugelrestes nicht mit solcher Sicherheit verfolgen. Es ist aber wohl anzunehmen, dass auch bei den Säugethieren ebenso wie bei den Sauropsiden eine tangentiale Abfurchung von Zellen nach innen zu stattfindet. Im Laufe der weiteren Entwickelung umwächst zunächst die oberflächliche Blastomerenschicht die ihr ursprünglich zugehörigen, entodermalen und mesodermalen Elemente des vegetativen Poles, wodurch diese ins Innere des Keimes zu liegen kommen. Diese (epibolische) Ueberwachsung der Zellen des ventralen Poles vollzieht sich in ganz ähnlicher Weise wie bei den Sauropsiden. Die oberflächliche Zellschichte wird dadurch vollständig. Gleichzeitig wird ins Innere des Keimes, gleichfalls am ventralen Pole, eine eiweisshaltige Flüssigkeit ausgeschieden, und der centrale Zellcomplex gegen den dorsalen Pol gedrängt (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 40, 41). Dadurch verlieren die in der centralen Zellmasse enthaltenen entodermalen und mesodermalen Elemente des ventralen Poles ihren ursprünglichen Zusammenhang mit den ektodermalen Elementen des Blastoderms. Allmählich breitet sich der centrale Zellcomplex an der inneren Oberfläche des Blastoderms aus, wodurch das sogenannte innere Keimblatt des zweischichtigen Keimes zu einer geschlossenen Schichte wird. Diese scheinbar einheitlich aufgebaute Zellschichte setzt sich aus morphologisch ganz verschiedenwerthigen Elementen zusammen. Sie enthält die mesodermalen und entodermalen Elemente des ventralen Urmundabschnittes der Sauropsiden bezw. des homologen, ventralen und ventrolateralen Urmundrandes der Anamnier und ferner die der Dotterzellenmasse der holoblastischen Anamnier entsprechenden Elemente, die wohl in der überwiegenden Mehrzahl vorhanden sind. Erst etwas später erfolgt an einer circumscripten Stelle der gegenüberliegenden dorsalen Hälfte des Eies die Bildung des dorsalen Urmundabschnittes, welcher bei manchen Säugerformen durch eine typische Invagination zu Stande kommt (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 42;

Taf. LXXXIII, Fig. 10). Auf diese Weise entsteht der sogenannte Urdarm- oder Chordacanal, dessen Eingang durch die dorsale Urmundlippe begrenzt wird. Letztere repräsentirt wie bei den übrigen Wirbelthieren den Keim für sämmtliche Axengebilde des Embryos. Der Chordacanal der Säugethiere entspricht dem Urdarmsäckchen der Sauropsiden, sowie der dorsalen Hälfte des Urdarmes der Amphibien und des *Amphioxus.* In seine dorsale Wand ist das Chordablastem und die paarigen Ursprungszonen der axialen Mesodermflügel eingeschaltet (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 7), die von den das Darmepithel liefernden seitlichen Abschnitten der Urdarmwand unterwachsen werden. Der Boden des Urdarm- bezw. Chordacanales bleibt bekanntlich bei den Säugern ebenso wie bei den Sauropsiden nur kurze Zeit erhalten. Er reisst zugleich mit der unter ihm liegenden, einschichtigen, der Dotterzellenschichte der Sauropsiden entsprechenden Zelllage ein (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 43; Taf. LXXXIII, Fig. 7). Auf diese Weise tritt das dem dorsalen Urdarmabschnitte zugehörige Entoderm mit der zum Theil vom rudimentären ventralen Urmundabschnitte stammenden inneren Zellschichte des zweiblätterigen Keimes in unmittelbare Verbindung. Diese aus entodermalen, mesodermalen und den Dotterzellen der Amphibien homologen Elementen aufgebaute Zellschichte bildet dann mit der invaginirten Urdarmwand eine scheinbar einheitliche Zelllage. Erst in späteren Entwickelungsstadien macht sich an dem vom ventralen Urmundabschnitte stammenden Theile dieser Schichte eine die Embryonalanlage ringförmig umgebende wallartige Verdickung bemerkbar, die bei manchen Formen (*Tarsius, Sorex,* Schaf, Maus) Mesodermzellen producirt. Ein stricter Beweis dafür, dass die Elemente dieses ringförmigen Entoblastwalles thatsächlich von jenen Zellen des ventralen Poles abzuleiten sind, die in dem auf Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 39 abgebildeten Stadium noch oberflächlich liegen und dem Blastoderm (s. st.) angehören, lässt sich aus begreiflichen Gründen nicht erbringen. Ihrer Lage nach entsprechen sie aber vollkommen der peristomalen Mesodermursprungszone des ventralen Urmundbezirkes der Sauropsiden bezw. den ventralen und ventrolateralen Urmundabschnitten der meroblastischen und holoblastischen Anamnier. So wie diese betheiligen auch sie sich an der Bildung der Blut- und Gefässzellen. Es ergiebt sich demnach beim Vergleiche eines Säuger- mit einem Sauropsidenkeim, dass der sogenannte Entoblastwall der Säugethiere seiner Lage und seinen Leistungen nach dem Keimwalle der Sauropsiden entspricht. Dass bei manchen Säugerformen jene ringförmige Entoderm- (besser Urdarm-)zone keine Mesodermzellen liefert und abortiv wird, ist kein Beweis gegen die Richtigkeit der vorgebrachten Auffassung, denn auch bei den meisten Reptilien ist Aehnliches der Fall. Dieses Verhalten ist darin begründet, dass gerade die ventralen und ventrolateralen Abschnitte des peristomalen Mesoderms die sowohl ontogenetisch wie phylogenetisch jüngsten Theile des mittleren Keimblattes repräsentiren.

Das Entodermfeld des ventralen Urmundbezirkes der Sauropsiden ist ebenso wie die ihm entsprechenden Abschnitte des noch einheitlichen Urmundbezirkes der Amphibien und Selachier durch die Dottereinlagerung daran gehindert, sich so wie das Entodermfeld des dorsalen Urmundbezirkes zu invaginiren. Bei den dotterarm gewordenen Säugern hat es nun trotz des Dotterverlustes seine Invaginationspotenz nicht wieder erlangt, bei keinem Säuger ist bisher eine ventrale Urmundeinsenkung beobachtet worden, wie sie an dem hypothetischen Schema der Fig. 11, Taf. LXXXIII dargestellt ist. Die entodermalen Zellen lösen sich am virtuellen Urmundrande zugleich mit den mesodermalen (peristomalen) Elementen vom Ektoderm los (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 40). Letzteres schiebt sich an ihrer Oberfläche vor, wodurch die äussere Schichte der Zellenblase vervollständigt wird. Dieser Vorgang findet in der Connascenz der ventralen Urmundrandabschnitte der Selachier (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 9) sein Analogon, er führt zur Obliteration des ventralen Urmundbezirkes. Die frei gewordenen Entodermzellen vermehren sich und bilden mit den Dotterzellen eine anscheinend einheitliche Schichte, in welcher auch die anfänglich nicht genau localisirbaren peristomalen Mesodermzellen eingelagert sind. Auf diese atypische Weise kommt es zur Bildung einer geschlossenen inneren Zellenblase, womit derselbe Zustand erreicht wird, zu welchem eine regelrechte Invagination und Obliteration im ventralen Urmundbezirke

führen würde. Das Bild erscheint nur durch die erhebliche, secundäre Ausdehnung der Zellenblase complicirt, die gerade im Bereiche der Nahtstelle eingesetzt haben dürfte. Auf diese Weise wurde wohl die eng umschriebene peristomale Mesodermursprungszone zum sogenannten wallartigen Entoblastring erweitert.

Die Sonderung der beiden Urmundbezirke kommt somit am deutlichsten im Verhalten des Mesoderms zum Ausdruck, welches dadurch in zwei bei ihrer ersten Anlage vollkommen getrennte Abschnitte zerfällt, einen dorsalen und einen ventralen. Diese beiden Abschnitte treten bei vielen Formen, insbesondere den Vögeln, ebenso wie das Entoderm an der Durchbruchsstelle der Urdarmhöhle mit einander secundär in Verbindung und betheiligen sich gemeinsam an der Bildung der extraembryonalen Gefäss- und Blutanlagen. Der dorsale Mesodermschnitt umfasst das gesammte axiale Mesoderm und die sich demselben unmittelbar anschliessenden Theile des peristomalen Mesoderms, deren Ursprungszone beiderseits etwa 60—70° des Umfanges eines einheitlichen kreisförmigen Urmundes ausmachen dürfte. Das ventrale Mesoderm wird ausschliesslich von einem correspondirenden Abschnitte des ventralen und ventrolateralen Randabschnittes eines einheitlich gedachten Urmundes geliefert. Die zwischengelegenen seitlichen Abschnitte des peristomalen Mesoderms werden bei den Amnioten überhaupt nicht angelegt. Die Unterscheidung eines dorsalen und eines ventralen Mesoderms ist nur für die Amnioten zulässig. Keinesfalls darf aber als dorsaler Mesoblast nur das axiale Mesoderm gelten, wie dies RÜCKERT meint (p. 1200), denn die benachbarten dorsolateralen Abschnitte der peristomalen Mesodermursprungszonen sind doch ebenso dorsal gelegen, wie die parachordalen Ursprungszonen der axialen Mesodermflügel. Erstere kommen nur der terminalen Appositionszone zu und liefern jene Blut und Gefässe bildenden Randabschnitte der Mesodermflügel, die bei holoblastischen Anamniern als compacte Stränge auftreten, bei meroblastischen Formen netzförmig über eine grössere Fläche vertheilt sind. Diese Randzone differenzirt sich in derselben Weise wie das übrige peristomale Mesoderm. Es stellen also diese dorsolateralen Abschnitte der peristomalen Mesodermursprungszone nicht etwa, wie RÜCKERT im Sinne der Concreszenztheorie meint, Neubildungsstellen für das axiale Mesoderm dar, sondern vollkommen selbständige Theile der Mesodermanlage. Schon hinsichtlich ihrer Leistungen unterscheiden sich die axial und peristomal entstandenen Abschnitte des Mesoderms. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, dass bestimmte Territorien des axialen Mesoderms (das Angioskleroblastem) ebenfalls Gefässe, bei höheren Amniotenformen an bestimmten Stellen auch Blutzellen bilden können. Immerhin treten aber diese Leistungen gegenüber den übrigen Derivaten der axialen Mesodermflügel in den Hintergrund. Von dem einheitlichen peristomalen Mesoderm der Anamnier ist also bei den Amnioten ein ventraler Abschnitt durch die Trennung der beiden Urmundbezirke selbständig geworden. Ein mindestens ebenso grosser ist dem dorsalen Mesoderm verblieben. Dieser letztere Abschnitt liefert bei vielen Amnioten, deren ventraler Mesodermabschnitt abortiv geworden ist, sämmtliche extraembryonalen Blut- und Gefässanlagen. Diese Thatsache möchte ich gegenüber der Auffassung RÜCKERT's (p. 1251), dass das ventrale Mesoderm vor allem das Blut liefert und die Herstellung der in seinem Bereiche entfallenden leeren Gefäss- und Cölomabschnitte übernommen hat, während der dorsale Mesoblast die übrigen Mesodermderivate erzeugt, besonders betonen. Der ventrale Mesoblast ist auch nicht durchwegs unpaar, denn er wird in der Ontogenese paarig angelegt und erst durch die Entfaltung des ventromedianen Abschnittes der Ursprungszone zum Halbring geschlossen. Bei den Amphibien liefern ca. $^{5}/_{6}$ des gesammten Urmundrandes peristomales Mesoderm, welches als eine vollkommen einheitliche Bildung zu betrachten ist. Eine Unterscheidung eines dorsalen und ventralen Abschnittes kann, wenn dies nicht gerade zum Vergleiche mit den Amnioten dient, nur Verwirrung schaffen. Bei diesen Formen kommen in erster Linie die Bezeichnungen axiales und peristomales Mesoderm in Betracht, die von RÜCKERT bezw. RABL vorgeschlagen sind.

Von den Derivaten des ventralen Urmundbezirkes betheiligt sich nur jene wallartige Verdickung des Entoderms am Aufbau des Embryos. Das ektodermale äussere Blatt dieses obliterirenden Urmundbezirkes

bildet einen Theil des Chorions, das entodermale zugleich mit den Dotterzellen den abortiven Dottersack. Das Darmepithel des Embryos wird ausschliesslich vom invaginirten dorsalen Entodermfeld des dorsalen Urmundbezirkes geliefert. Insofern bestehen übereinstimmende Verhältnisse mit den holoblastischen Anamniern, den Selachiern und Sauropsiden. Es wurde oben gezeigt, dass bei *Ceratodus* und den Amphibien die Entodermschichte, welche die Dotterzellenmasse gegen die Urdarmhöhle zu abgrenzt, und die der ventralen Wand des *Amphioxus*-Darmes entspricht, gänzlich abortiv wird und das Schicksal der Dotterzellen theilt. Bei den Selachiern liegen diese Zellen in den seitlichen und ventralen Randabschnitten des ausgedehnten Urmundes, sowie im Rande des Syncytiums, bei den Sauropsiden im sogenannten Umwachsungsrande der Keimscheibe und im Keimwalle einerseits, im Boden der Urdarmhöhle (des Chordacanales) sowie in dem gegenüber dem Primitivstreifen frei liegenden Entodermfelde andererseits. Das Dottersackepithel wird bei den Sauropsiden und Selachiern zum allergrössten Theile von der Dotterzellenschichte geliefert, deren Elemente durch tangentiale Abfurchung von der äusseren Blastodermschichte entstanden sind. Diese Zellen übernehmen secundär die Rolle eines Darmepithels, gewinnen eine epitheliale Anordnung und umwachsen den Dotter, den sie als Vitellophagen verarbeiten. Nachdem sie diese Leistung vollbracht, verfallen sie der Rückbildung. Es lässt sich insbesondere bei den Sauropsiden vollkommen ausschliessen, dass die vom Entodermfelde des ventralen Urmundbezirkes stammenden Elemente sich am Aufbau der Darmwand des Embryos betheiligen, weil diese Elemente sich im Keimwalle sowie in der Peripherie der Keimscheibe befinden, also fern von der central gelegenen Durchbruchsstelle des dorsalen Urdarmes. In dieser Hinsicht ist es vollkommen gleichgültig, ob der Dottersack abgestossen oder ins Innere aufgenommen und resorbirt wird. Wir haben nun allen Grund, anzunehmen, dass diese altererbten und bei den meroblastischen Amnioten allgemein verbreiteten Zustände sich beim secundären Dotterverluste nicht wesentlich geändert haben, d. h. dass auch am Aufbau der Wand des Dottersackes der Säuger die Abkömmlinge jenes centralen Zellhäufchens der Säugerblastula vorwiegend betheiligt sind und die von dem entodermalen Felde des ventralen Urmundbezirkes stammenden Elemente erst im Bereiche des Entoblastwalles beginnen, dass also die Bodenschichte des Urdarm- oder Chordacanales in einen der Dotterzellenschicht der Sauropsiden entsprechenden Abschnitt der ventralen Zellenblase durchbricht (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 7 und 11 rechte Seite). Aber nicht einmal sämmtliche Elemente des dorsalen Entodermfeldes (des dorsalen Urmundbezirkes) kommen bei der Bildung des Darmepithels in Verwendung, weil ja die Bodenplatte des Urdarmsäckchens (oder Chordacanales) dehiscent wird und fast in ganzer Ausdehnung durchbricht. Die ventrale Darmwand wird dann bei der Abschnürung des Embryos von den benachbarten, erhalten gebliebenen Theilen der Urdarmwand ergänzt. Dieser ventrale Wandabschnitt der Urdarmhöhle ist also bereits bei den holoblastischen Anamniern, deren Urdarmhöhle noch einheitlich ist, abortiv geworden. So wird also nicht einmal das invaginirte Entoderm des dorsalen Urmundbezirkes zur Bildung des Darmepithels des Embryos verbraucht, das Entoderm des ventralen Urmundbezirkes nimmt an dieser Leistung schon bei den holoblastischen Anamniern nicht mehr theil. Insofern wäre es vollkommen gleichgültig, wenn das Entoderm des ventralen Urmundbezirkes die ganze Wand des inneren Keimblattes (Taf. LXXXIII, Fig. 11 und 7 linke Seite) bilden würde und die den Dotterzellen der Amphibien entsprechenden Elemente der Säugerblastula fehlten. Jener Durchbruch des Bodens der dorsalen Urdarmhöhle und die unmittelbare Vereinigung der beiden von dem dorsalen und dem ventralen Entodermfeld gebildeten Zellschichten würde dann in ganz auffälliger Weise die secundäre Vereinigung der beiden Urmundgebiete erkennen lassen, die im Laufe der Phylogenese als Theile einer ursprünglich einheitlichen Bildung von einander gesondert worden sind. So bilden denn in der That die aus jenem ringförmigen Entoblastwall der Säuger bezw. dem Keimwall der Sauropsiden hervorgehenden Mesoderm- bezw. Blutzellen das einzige sich am Aufbau des Embryos betheiligende Derivat des ventralen Urmundbezirkes — eine Erscheinung, die bei den Vögeln am deutlichsten zu Tage tritt.

Es erweist sich demnach gerade die Untersuchung der sogenannten extraembryonalen ersten Blut- und Gefässanlagen der Amnioten geeignet, eine Entscheidung in dem so vielfach erörterten Gastrulationsproblem herbeizuführen. Der Gastrulationsprocess verläuft bei den Amnioten nicht vollkommen einheitlich, wie bei den Anamniern, sondern in zwei einander gleichwerthigen Acten, die sich, räumlich von einander getrennt, an zwei durch eine indifferente Zwischenzone gesonderten Stellen der Blastula abspielen. Diese beiden Urmundbezirke entsprechen den dorsalen und ventralen Abschnitten eines einheitlichen Urmundes, die Zwischenzone einem mittleren Abschnitte desselben, der durch Verwachsung seiner Ränder in der Phylogenese obliterirt ist. Diese beiden Abschnitte liefern bei den Amnioten genau dasselbe, was sie bei den Anamniern in räumlichem Zusammenhange bilden. Der dorsale Abschnitt producirt sämmtliche Axengebilde des Embryos, das Neuralrohr, die Chorda, die axialen Mesodermflügel, einen Theil des peristomalen Mesoderms und die Darmwand. Der ventrale Urmundbezirk liefert den anderen Endabschnitt des peristomalen Mesoderms und die abortiven Abschnitte des Entoderms, die den ventrocaudalen Theilen des *Amphioxus*-Urdarmes entsprechen. Die rein seitlichen Theile des peristomalen Mesoderms eines Anamniers kommen bei den Amnioten nicht zur Anlage, sie würden jener abortiv gewordenen Zwischenzone entsprechen. Bei denjenigen Formen, deren Keim- bezw. Entoblastwall rudimentär bleibt, ist auch das peristomale Mesoderm des ventralen Urmundbezirkes abortiv geworden. Die scheinbar extraembryonale Blut- und Gefässbildung wird dann ausschliesslich vom peristomalen Mesoderm des dorsalen Urmundbezirkes besorgt. In diesem Falle wird dann der Embryo ausschliesslich von dem dorsalen Zellterritorium gebildet. Im ersteren Falle treten in den Organismus des Embryos lediglich die vom peristomalen Mesoderm der ventralen Urmundbezirke gelieferten Blutzellen ein. — Im zeitlichen Ablaufe der ersten Entwickelungsvorgänge besteht insofern ein (ganz nebensächlicher) Unterschied, als die Vorgänge im ventralen Urmundbezirke früher sichtbar werden, als im dorsalen. Die Obliteration des ventralen Urmundrandes ist bereits vollzogen, bevor im dorsalen Urmundgebiet die Invagination einsetzt. Dieser Anachronismus rechtfertigt jedoch nicht die Unterscheidung zweier Gastrulationsphasen, wie dies von HERTWIG, KEIBEL, HUBRECHT u. A. vorgeschlagen wurde. Denn nicht die zeitliche Differenz im Ablaufe der Processe, sondern die räumliche Trennung der betreffenden, einem ursprünglich einheitlichen Urmundbezirk entstammenden Zellterritorien ist das für die Amnioten charakteristische Moment. Ferner ist daran festzuhalten, dass bei der ersten Phase HERTWIG's u. A. nicht das Entoderm der gesammten Embryonalanlage, sondern nur das abortive Entoderm des Dottersackes gebildet wird, das Darmepithel vielmehr ausschliesslich vom Entoblast des dorsalen Urmundbezirkes stammt, dass ferner ein Theil der extraembryonalen Blut- und Gefässanlagen von jeder Zellschichte gebildet wird, die bei der sogenannten ersten Phase entsteht. — Es empfiehlt sich daher, von zwei Gastrulationsacten zu sprechen, die sich im dorsalen und ventralen Urmundbezirk vollziehen. — Der normale Ablauf der Differenzirungsprocesse in diesen beiden Urmundbezirken wird durch deren räumliche Sonderung nicht beeinflusst.

Zum Schlusse möchte ich noch auf die oben erörterten frontalen Durchschnürungen hinweisen, die SPEMANN (1903) an *Triton*-Keimen vorgenommen hat. Auf diese Weise konnte SPEMANN das, was sich in der Phylogenese der Amnioten am Urmunde vollzogen hat, die Sonderung eines ursprünglich einheitlichen Urmundes in einen dorsalen und ventralen Abschnitt, auf experimentellem Wege mit demselben Erfolge erreichen. — Für das Eintreten eines solchen Vorganges bot die Dotteransammlung am vegetativen Pole entschieden ein begünstigendes Moment dar. Dadurch wurde der Urmundrand immer weiter ausgedehnt und dessen ventrale und seitliche Abschnitte bei ihrem Bestreben, sich der dorsalen Urmundlippe zu nähern, gezwungen, über den vorwiegend in den centralsten Theilen des vegetativen Poles aufgespeicherten Dotter vorzuwachsen. Bei dotterarmen Meroblastiern, den Teleostiern z. B., war es der ventralen Urmundlippe noch möglich, den ganzen Dotter zu umwachsen und das Dotterloch dorsalexcentrisch einzuengen. Bei den dotterreicheren Selachiern hingegen hat dies die vermehrte Dotteransammlung augenscheinlich verhindert. Schon frühzeitig wachsen die seitlichen Rand-

abschnitte des Urmundes einander entgegen und verschmelzen miteinander unter Bildung der medianen Dottersacknaht, die am ventralen Urmundrande endigt. Es ist somit selbstverständlich, dass diese partielle Connascenz der Urmundränder nicht von der ventralen Lippe ausgehen kann, denn diese hat ja zunächst den grössten Umfang der Dottermasse zu umwachsen, sondern von den der dorsalen Urmundlippe benachbarten seitlichen Randabschnitten, die bei ihrer Ausbreitung in der Medianebene zusammenstossen. An dieser für die Connascenz die günstigsten Bedingungen darbietenden Stelle dürfte denn auch in der Phylogenese der Amnioten die Vereinigung der den Dotter umwachsenden Urmundränder eingesetzt haben, welcher Vorgang im Bereiche der ventralen Lippe sein Ende erreichte. In der Ontogenese wiederholt sich dieser Vorgang nur in seiner Endphase, die mittleren Urmundabschnitte werden überhaupt nicht mehr angelegt; das Blastoderm bleibt in ihrem Bereiche einschichtig und liegt unmittelbar der Dotterzellenschichte auf, es erscheint an dieser Stelle nicht mehr zur Bildung eines Urmundbezirkes qualificirt. —

Das Literaturverzeichniss, die Buchstabenerklärung für die Textabbildungen, das Sachregister und das Vorwort werden dem zweiten Theile beigegeben, der voraussichtlich binnen Jahresfrist erscheinen wird.

Die Tafeln LXXVI—LXXIX gehören dem zweiten Theile zu. Ueber die dargestellten Befunde wurde bereits vorläufig berichtet. (Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft, Genf 1905, p. 25—31; Anatomischer Anzeiger, Bd. XXVIII, 1906, p. 257—272; Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft, Rostock 1906, p. 115—131.)

Dieselbe Orthographie wie in den übrigen Lieferungen der Zoologischen Forschungsreisen.

DENKSCHRIFTEN

DER

MEDICINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT

ZU

JENA.

VIERTER BAND.

RICHARD SEMON, ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN
IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

ERSTER BAND: CERATODUS.

MIT 22 TAFELN UND 264 THEILWEISE BUNTEN FIGUREN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1908.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3430

Des ganzen Werkes Lieferung 31.

ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

MIT UNTERSTÜTZUNG DES HERRN

DR. PAUL VON RITTER

AUSGEFÜHRT IN DEN JAHREN 1891—1893

VON

PROF. DR. RICHARD SEMON.

ERSTER BAND: CERATODUS.

VI. LIEFERUNG.

Alfred Greil, Entwickelungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefäßsystems von Ceratodus forsteri.
Erster Theil: Gesammtentwickelung bis zum Beginn der Blutzirkulation.

MIT 22 TAFELN UND 264 THEILWEISE BUNTEN FIGUREN IM TEXT.

ATLAS.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1908.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Handbuch
der
Anatomie des Menschen

in acht Bänden.

In Verbindung mit

weiland Prof. Dr. von Brunn in Rostock, Prof. Dr. J. Disse in Marburg, Prof. Dr Eberth in Halle, Prof. Dr. Eisler in Halle, Prof. Dr. Fick in Prag, Dr. Max Fränkel in Berlin, Prof. Dr. M. Heidenhain in Tübingen, Prof. Dr. F. Hochstetter in Innsbruck, Prof. Dr. M. Holl in Graz, Prof. Dr. Kallius in Greifswald, Prof. Dr. F. Merkel in Göttingen, Prof. Dr. Nagel in Berlin, Prof. Dr. G. Schwalbe in Straßburg, Prof. Dr. Siebenmann in Basel, Prof. Dr. F. Graf Spee in Kiel, Prof. Dr. C. Tandler in Wien, Prof. Dr. Zander in Königsberg, Prof. Dr. Ziehen in Berlin

herausgegeben von

Prof. Dr. Karl von Bardeleben
in Jena.

Lieferung 1: Band I: **Skelettlehre.** Abteilung I **Allgemeines. Wirbelsäule. Thorax.** Von Prof. Dr. **J. Disse** in Marburg. Mit 69 Abbild. (Originalholzschnitten) im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 3 Mark, Einzelpreis 4 Mark.

Lieferung 2: Band VII: **Harn- und Geschlechtsorgane.** 2. Teil. Abteilung I: **Die weiblichen Geschlechtsorgane.** Von Prof. Dr. **W. Nagel** in Berlin. Mit 70 teilweise farbigen Originalholzschnitten. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 5 Mark 50 Pf. Einzelpreis: 7 Mark.

Lieferung 3: Band I: **Skelettlehre.** Abteilung II **Kopf.** Von Prof. Dr. **Graf Spee** in Kiel. Mit 102 teilweise farbigen Originalholzschnitten. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 9 Mark, Einzelpreis: 11 Mark 50 Pf.

Lieferung 4: Band VII: **Harn- und Geschlechtsorgane.** 2. Teil. Abteilung II. **Die Muskeln und Fascien des Beckenausganges.** (Männlicher und weiblicher Damm.) Von Prof. Dr. **M. Holl** in Graz. Mit 34 Original-Abbildungen im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 3 Mark 60 Pf., Einzelpreis 5 Mark.

Lieferung 5: Band V: **Sinnesorgane.** Abteilung I **Haut** (Integumentum commune). Von weil. Prof. Dr. **A. von Brunn** in Rostock. Mit 117 teilweise farbigen Abbild. im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes 4 Mark, Einzelpreis 5 Mark.

Lieferung 6: Band V: **Das äussere Ohr.** Von Prof. Dr. **G. Schwalbe** in Strassburg. Mit 35 teilweise farbigen Abbild. im Text und: **Das Mittelohr und Labyrinth.** Von Prof. Dr. **F. Siebenmann** in Basel. Mit 66 teilweise farbigen Abbild. im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 7 Mark, Einzelpreis: 9 Mark.

Lieferung 7: Band IV: **Nervensystem.** Erste bis dritte Abteilung: **Centralnervensystem.** I. Teil: **Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Rückenmarks. Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Gehirns,** 1. Abschnitt. Von Prof. Dr. **Ziehen** in Berlin. Mit 94 teilweise farbigen Abbild. im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 11 Mark, Einzelpreis: 14 Mark.

Lieferung 8: Band VII: **Harn- und Geschlechtsorgane.** I. Teil: **Harnorgane.** Von Prof. Dr. **J. Disse** in Marburg. Mit 86 Abbildungen im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 6 Mark, Einzelpreis: 7 Mark 50 Pf.

Lieferung 9: Band VI: **Darmsystem.** I. Abteilung: **Atmungsorgane.** Von **Friedrich Merkel** in Göttingen. Mit 89 Abbild. im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 6 Mark, Einzelpreis: 7 Mark 50 Pf.

Lieferung 10: Band IV: **Nervensystem.** Erste bis dritte Abteilung: **Centralnervensystem.** II. Teil: **Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Gehirns.** Von Prof. Dr. **Th. Ziehen** in Berlin. Mit 123 teilweise farbigen Abbild. im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 4 Mark 50 Pf., Einzelpreis: 6 Mark.

Lieferung 11: Band II: **Bänder, Gelenke und Muskeln.** Abteilung I: **Anatomie und Mechanik der Gelenke unter Berücksichtung der bewegenden Muskeln.** Von Dr. **Rudolf Fick**, a. o. Professor und I. Prosektor der Anatomie Leipzig. I. Teil: **Anatomie der Gelenke.** Mit 162 grösstenteils farbigen Abbildungen im Text. Preis: 16 Mark, geb. 18 Mark.

Lieferung 12: Band VII: **Harn- und Geschlechtsorgane.** 2. Teil. Abteilung II: **Die männlichen Geschlechtsorgane.** Von Prof. Dr. **Eberth** in Halle a. S. Mit 259 zum Teil farbigen Abbildungen im Text. Preis: 10 Mark.

Lieferung 13: Band VIII: **Geruchsorgan (Organon olfactus) und Geschmacksorgan.** Mit Benutzung einiger Vorarbeiten von M. von Brunn. Von Prof. Dr. **E. Kallius** in Göttingen. Mit 110 Abbildungen im Text. Preis für Abnehmer des Werkes: 5 Mark 40 Pf. — Einzelpreis: 6 Mark 40 Pf.

Lieferung 14: **Plasma und Zelle.** Erste Abteilung. **Allgemeine Anatomie der lebendigen Masse.** Bearbeitet von Prof. Dr. **Martin Heidenhain** in Tübingen. Erste Lieferung. Die Grundlagen der mikroskopischen Anatomie, die Kerne, die Zentren und die Granulalehre. Mit 276 teilweise farbigen Abbildungen im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 16 Mark. — Einzelpreis: 20 Mark, geb. 21 Mark 50 Pf.

Lieferung 15: **Die Muskeln des menschlichen Armes.** Von Dr. **Fritz Frohse** und Dr. **Max Fränkel.** Mit 154 teilweise farbigen Abbildungen im Texte. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 20 Mark. — Einzelpreis: 24 Mark.

Tafel XLIV.

Tafel XLIV.

Erste Anlage des Kopfes. Stadium 23—26.

Seitenansichten von Wachsplattenreconstructionen nach Schnittserien von *Ceratodus*-Embryonen aus den Stadien 23—26 (Semon).

Modelle bei 75-facher, die Abbildungen bei 25-facher Vergrösserung hergestellt.

Die mit ungeraden Ziffern bezeichneten Abbildungen stellen die Seitenansichten nach theilweiser Entfernung des Ektoderms der Körperdecke (mit freigelegtem Mesodermmantel); die mit geraden Ziffern bezeichneten Abbildungen dieselben Modelle nach Entfernung des Mesodermmantels (mit freigelegtem Entoderm und den vorderen Mesodermkeimen) dar. Es wurden die vorderen zwei Drittel der Embryonen dargestellt. (Hintere Abschnitte auf Taf. LVII/LVIII.)

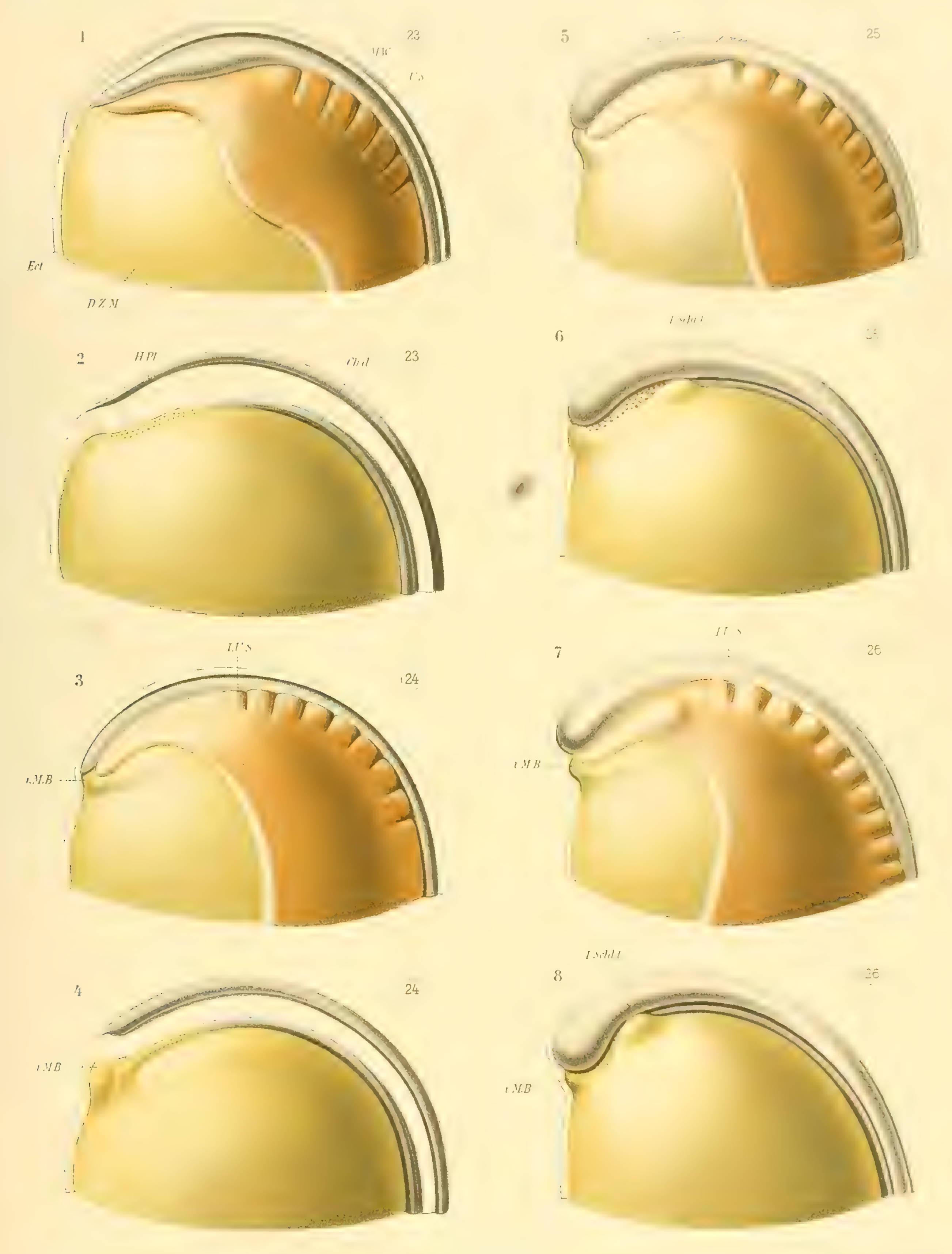
In allen Abbildungen:

Ektoderm	grau,
Entoderm und Dotterzellenmasse	gelb,
Mesoderm	ockerbraun,
Chordablastem (Chorda dorsalis)	grün.

Bezeichnungen:

Ect. Ektoderm,
Ch.d. Chorda dorsalis (Chordablastem),
H.pl. Hirnplatte,
i.M.b. innere Mundbucht,
M.w. Medullarwulst,
Schl.t.1 erste Schlundtasche,
U.s. Dorsalsegment.

Fig. 1, 2. Seitenansichten einer *Ceratodus*-Neurula aus Stadium 23 (Semon).
„ 3, 4. Seitenansichten eines *Ceratodus*-Embryos aus Stadium 24 (Semon).
„ 5, 6. Seitenansichten eines *Ceratodus*-Embryos aus Stadium 25 (Semon).
„ 7, 8. Seitenansichten eines *Ceratodus*-Embryos aus Stadium 26 (Semon).


1
23
Ect
D.Z.M
2
H.Pl
Ch.d
23
3
L.U.S
24
t.M.B
4
24
t.M.B
5
25
6
7
L.U.S
26
t.M.B
8
26
t.M.B

Tafel XLV—XLVI.

Tafel XLV—XLVI.

Gestaltung des Vorderkörpers während der Stadien 27—34.

Seitenansichten von Wachsplattenreconstructionen nach Schnittserien von *Ceratodus*-Embryonen aus den Stadien 27—34. Von den Embryonen aus den Stadien 27 und 28 wurde die vordere Hälfte, von denen aus den Stadien 28—34 das vordere Körperdrittel dargestellt. (Die übrigen, hinteren Abschnitte der Modelle sind auf Taf. LVII/LVIII dargestellt.)

Die Modelle wurden bei 75-facher Vergrösserung angefertigt, die Abbildungen stellen das 25-fache der natürlichen Grösse dar.

Die mit ungeraden Ziffern bezeichneten Abbildungen zeigen die Seitenansichten nach Entfernung der ektodermalen Körperdecke (mit freigelegtem Mesoderm); die mit geraden Ziffern bezeichneten Abbildungen zeigen das Entoderm freigelegt.

In der beigefügten Pause ist das Auftreten und die Ausbreitung der freien Mesodermzellen dargestellt (Angioskleroblastem, Angiohämoblastem.)

In allen Abbildungen:

Ektoderm . . grau,
Entoderm . . gelb,
Mesoderm . . ockerbraun,
Chorda dorsalis grün.

Bezeichnungen:

A. h. bl. Angiohämoblastem (peristomales Mesoderm),
Aug. bl. Augenblasen,
Ch. d. Chorda dorsalis,
Cil. pl. Ciliarplakode,
Ggl. l. Ganglienleiste,
Ggl. max. md. Ganglion maxillomandibulare,
Ggl. ophth. Ganglion ophthalmicum,
Gr. f. Grenzfalte,
H. f. Hirnfalte,
H. bl. Hörbläschen,
H. gr. Hörgrübchen,
H. pl. Hörplakode,
H. bg. Hyoidbogen,
H. ch. Hypochorda,
Hyp. ph. Hypophyse,
i. M. b. innere (entodermale) Mundbucht,
K. h. 2 zweite (prämandibulare) Kopfhöhle,
K. h. 3 dritte (mandibulare) Kopfhöhle,
Md. bg. Mandibularbogen,
M. h. Mittelhirn,
P. h. Pericardialhöhle,
Rh. e. Rhombencephalon,
Schl. t. 1, 2, 3. erste, zweite, dritte Schlundtasche,
U. s. (w.) 1 Dorsalsegment 1,
V. n. Vorniere,
V Trigeminusanlage,
VII VIII Acusticofacialisanlage,
IX-X Glossopharyngeus-vagusanlage.

Fig. 1, 2. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 27.
„ 3, 4. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 28.
„ 5, 6. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 29.
„ 7, 8. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 30.
„ 9, 10. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 31.
„ 11, 12. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 32.
„ 13, 14. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 33.
„ 15, 16. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 34.



Verlag von Gustav Fischer





Tafel XLVII—XLVIII.

Tafel XLVII—XLVIII.

Gestaltung des Vorderkörpers während der Stadien 38—42.

Seitenansichten von Wachsplattenreconstructionen nach Schnittserien von *Ceratodus*-Embryonen aus den Stadien $35\frac{1}{2}$—42. — Vordere Körperabschnitte, etwa bis zum 9. Dorsalsegmente.

Die Modelle wurden bei 75-facher Vergrösserung angefertigt, die Abbildungen im Grössenverhältniss 25 : 1.

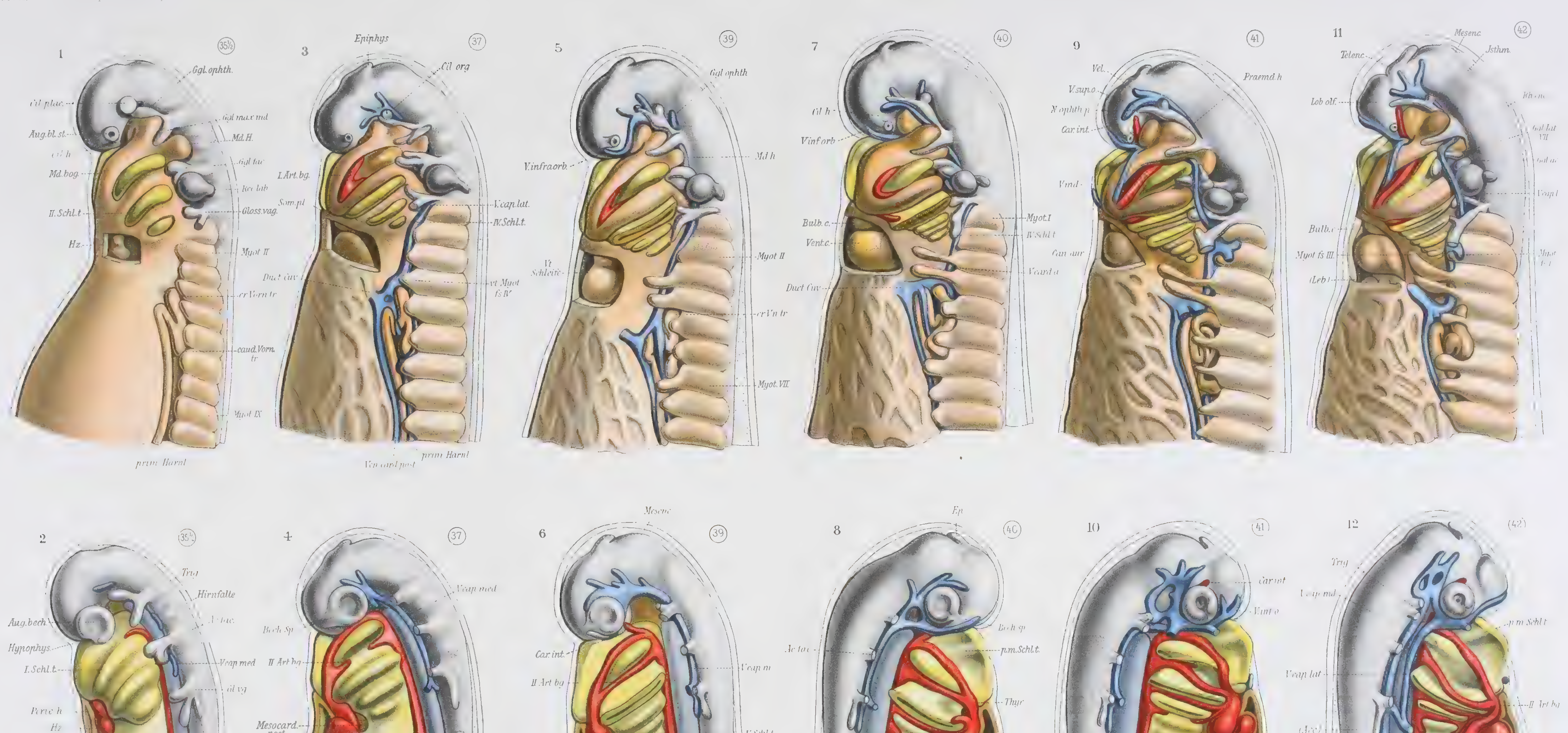
In allen Abbildungen:

Ektoderm und dessen Derivate	grau,
Entoderm und Dotterzellenmasse	gelb,
axiales Mesoderm	ockerfarben,
Arterien	roth,
Venen . . . . , ...	blau.

Bezeichnungen:

Acc. Accessoriusanlage,
Ac. fac. Acusticofacialisanlage,
Ao. Aorta,
Art. bog. 1 Arterienbogen 1,
Aug. b. Augenbecher,
Aug. bl. st. Augenblasenstiel,
Bech. sp. Becherspalte,
Bulb. c. Bulbus cordis,
c. V. n. tr. caudaler Vornierentrichter,
Can. aur. Canalis auricularis,
Car. int. Carotis interna,
Ch. d. Chorda dorsalis,
Cil. h. Ciliarhöhle (Mesodermwand),
Cil. o. Ciliarknötchen,
Cil. plak. Ciliarplakode,
cr. V. n. tr. cranialer Vornierentrichter,
Dott. v. Dottervene (Vena subintestinalis),
Duct. Cuv. Ductus Cuvieri,
Epiph. Epiphyse,
Ggl. ac. Ganglion acusticum,
Ggl. fac. Ganglion faciale,
Ggl. lat. fac. Lateralganglion des Facialis,
Ggl. l. Ganglienleiste,
Ggl. max. md. Ganglion maxillomandibulare,
Ggl. ophth. Ganglion ophthalmicum,
Ggl. vag. Ganglion vagi,
Gl. vg. Anlage des Glossopharyngeusvaguscomplexes,
Hz. Herzschlauch,
Hyp. ph. Hypophyse,
Isthm. Isthmus,
Leb. Leber,
Lob. olf. Telencephalon,
Md. bg. Mandibularbogen,
Md. h. Mandibularhöhle,
Mesenc. Mesencephalon,
Mesoc. post. Mesocardium posterius,
Myot. 2 Myotom 2,
N. ophth. prof. Nervus ophthalmicus profundus,
Peric. h. Pericardialhöhle,
Prämd. h. Prämandibularhöhle,
p. md. Schlt. prämandibulare Schlundtasche,
prim. Hl. primärer Harnleiter (Vornierengang),
Rec. lab. Recessus labyrinthi,
Rh. enc. Rhombencephalon,
Schl. t. 2 Schlundtasche 2,
Seit. pl. Seitenplatten,
Sp. ggl. Spinalganglion,
Telenc. Ganglion habenulae (!),
Thyr. Thyreoidea,
Trig. Trigeminuscomplex,
Vel. Velum transversum,
V. cap. med. (lat.) Vena capitis medialis (lateralis),
V. card. ant. (post.) Vena cardinalis anterior (posterior),
V. inf. orb. Vena infraorbitalis,
V. md. Vena mandibularis,
V. spin. med. Vena spinalis medialis,
V. supr. orb. Vena supraorbitalis,
vt. Myotomfts. ventraler Myotomfortsatz,
Vent. c. Ventriculus cordis,
Vent. schl. Ventrikelschleife,
V. n. gl. Vornierenglomerulus.

Fig. 1, 2. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium $35\frac{1}{2}$.
„ 3, 4. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 37.
„ 5, 6. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 39.
„ 7, 8. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 40.
„ 9, 10. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 41.
„ 11, 12. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 42.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Tafel LVII—LVIII.

Tafel LVII—LVIII.

Anlage und Gestaltung des hinteren Körperabschnittes während der Stadien 21—43.

Seiten- und Ventralansichten der Wachsplattenreconstructionen von *Ceratodus*-Embryonen.

Die Modelle wurden bei 75-facher Vergrösserung angefertigt, die Abbildungen stellen das 25-fache der natürlichen Grösse dar.

In allen Abbildungen:

Ektoderm und dessen Derivate . .	grau,
Entoderm und Dotterzellenmasse .	gelb,
Mesoderm	ockerfarben,
Arterien	rot,
Venen	blau.

Bezeichnungen:

Ao.(c.) Aorta (caudalis),
Aug.bl. Augenblasen,
ax.M.u. axialer Mesodermkeim,
Bl.p. Blastoporus,
Bl.i. Blutinsel (Angiohämoblastem),
c.M.u. Mesodermursprungszone des hinteren axialen Keimbezirkes,
Ch. Chorda dorsalis,
Ch.bl. Chordablastem,
cr.M.u. Mesodermursprung des cranialen axialen Keimbezirkes,
d.U.l. dorsale Urmundlippe,
D.pf. Dotterpfropf,
D.z.m. Dotterzellenmasse,
Ect. Ektoderm,
Ent. Entoderm,
ent.M.b. entodermale Mundbucht,
f.M.z. freie Mesodermzellen,
Hyp.ch. Hypochorda,
Med.w. Medullarwulst,
Mes.fl. Mesodermflügel,
N.r. Neuralrohr,
N.e.V. neuroenterische Verbindung,
P.s. Pericardialsack,
p.M.(u.) peristomales Mesoderm(keim),
p.H.l. primärer Harnleiter,
R.st. peristomal entstandener Randstreif des Mesoderms,
Schl.t. Schlundtasche,
Seit.pl. Seitenplatten,
T.W.z. terminale Appositionszone (axialer Keimbezirk),
V.c.p. Vena cardinalis posterior,
V.subint.c. Schwanzabschnitt der Subintestinalvene,
vt.Fl.s. ventraler Flossensaum.

Fig. 1. Ansicht einer *Triton*-Gastrula vom vegetativen Pole aus (Stadium der Fig. 21, Taf. LXXXI/LXXXII). Das Ektoderm rings um den Urmund abgetragen, Chordablastem, Mesoderm, Entoderm und die Dotterzellenmasse freigelegt. Rechterseits die Mesodermflügel an der Ursprungszone abgetragen. (Der äussere Umfang ist im Verhältniss etwas zu gross gezeichnet.)

„ 2. Ansicht einer *Ceratodus*-Gastrula (Stadium 21), vom vegetativen Pole aus (etwas von der Seite) gesehen. Auf der rechten Seite das Ektoderm bis zur Medianebene und rings um den Blastoporus, auf der anderen Seite lateral vom Medullarwulst abgetragen. Freilegung der dorsalen Urdarmwand.

„ 3. Ansicht einer *Ceratodus*-Gastrula aus dem Stadium 23. Dieselbe Darstellung wie in der vorhergehenden Abbildung.

„ 4. Seitenansicht einer *Ceratodus*-Gastrula aus dem Stadium 21 (dasselbe Modell wie in Fig. 2). Ektoderm bis zur Medianebene entfernt, das Mesoderm an den beiden Ursprungszonen abgetragen.

„ 5. Ansicht der Urmundregion eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 25. (Etwas schief von der Seite gesehen.) Das Mesoderm an seiner hinteren Ursprungszone abgetragen. Freilegung des axialen und peristomalen Mesodermkeimes und des Chordablastems.

„ 6. Ansicht der Urmundregion eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadim 27. Dieselbe Darstellung wie in der Fig. 5.

„ 7. Seitenansicht der Urmundregion (terminaler Abschnitt des axialen Keimbezirkes) eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 29 mit freigelegtem axialen und peristomalen Mesodermkeim.

„ 8. Seitenansicht des hinteren Körperendes eines *Ceratodus* Embryos aus dem Stadium 33. Aeusseres Ektoderm rings um die Cloake abgetragen; ektodermale Cloakenwand, Einmündungsstellen der primären Harnleiter, neuroenterische Verbindung und terminale Appositionszone freigelegt.

„ 9. Ventralansicht eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 32 (etwas von der rechten Seite gesehen). Ektoderm und die eine Hälfte des Mesoderms entfernt.

„ 10. Ventralansicht eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 31. Ektoderm und die eine Hälfte des Mesoderms entfernt, axiale und peristomale Mesodermkeime.

„ 11. Ventralansicht des distalen Körperendes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 34. Dieselbe Darstellung wie in der Fig. 9.

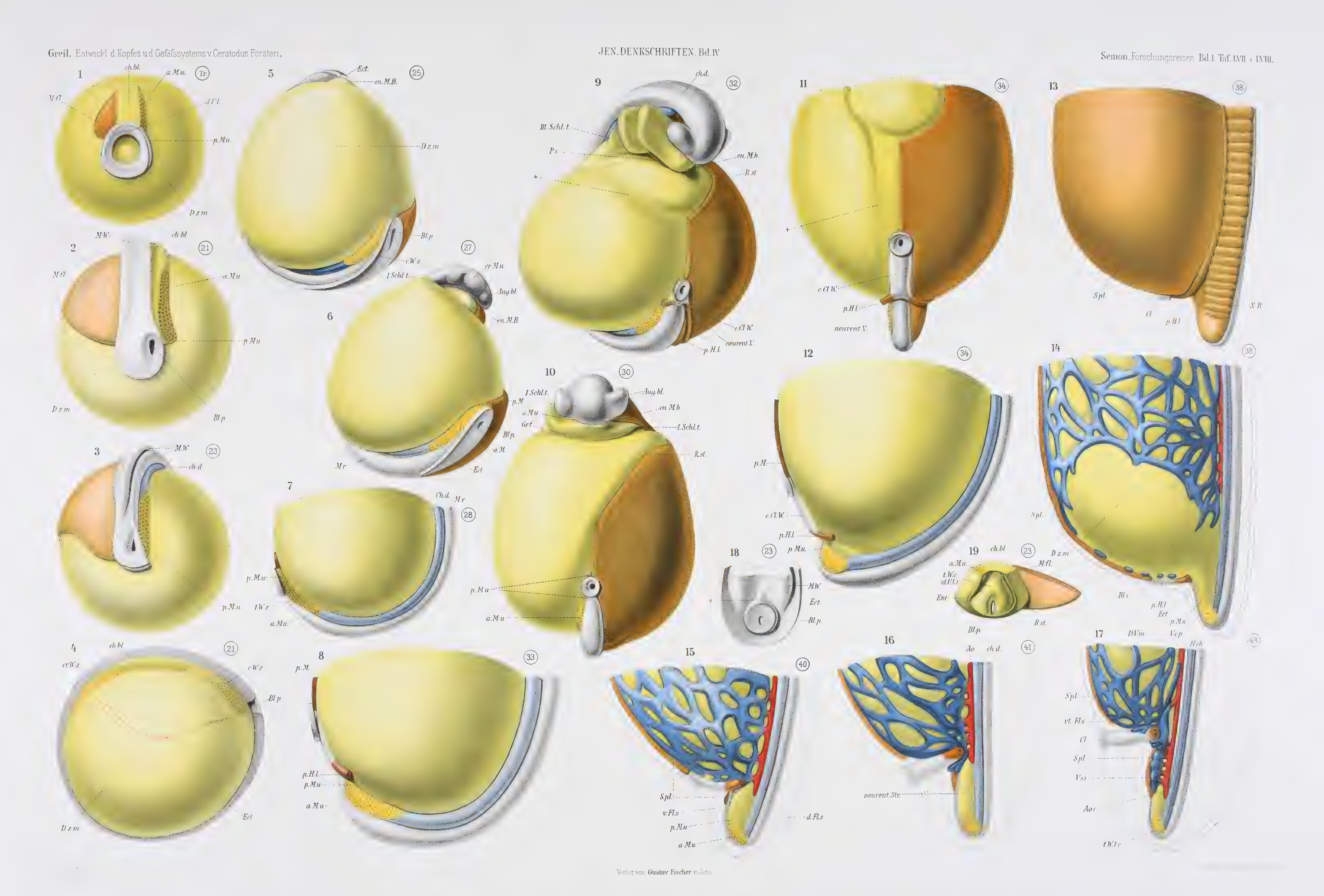
„ 12. Seitenansicht der distalen, hinteren Körperhälfte eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 34. Dasselbe Modell wie in Fig. 10.

„ 13. Seitensansicht des hinteren Körperdrittels eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 38. Ektoderm entfernt.

„ 14—17. Seitenansichten des hinteren Körperabschnittes von *Ceratodus*-Embryonen aus den Stadien 38, 40, 41 und 43. Aeusseres Ektoderm und das Mesoderm entfernt.

„ 18. Innenansicht des distalen Abschnittes der Medullarwülste einer *Ceratodus*-Neurula aus dem Stadium 23.

„ 19. Innenansicht der dorsalen Urdarmwand. Dasselbe Modell wie in Fig. 3 (Stadium 23).


Greil. Entwickl. d. Kopfes u. d. Gefässsystems v. Ceratodus Forsteri.
JEN. DENKSCHRIFTEN. Bd. IV
Semon, Forschungsreisen Bd. I. Taf. LVII u. LVIII.
Verlag von Gustav Fischer in Jena

Tafel LIX—LX.

Tafel LIX—LX.

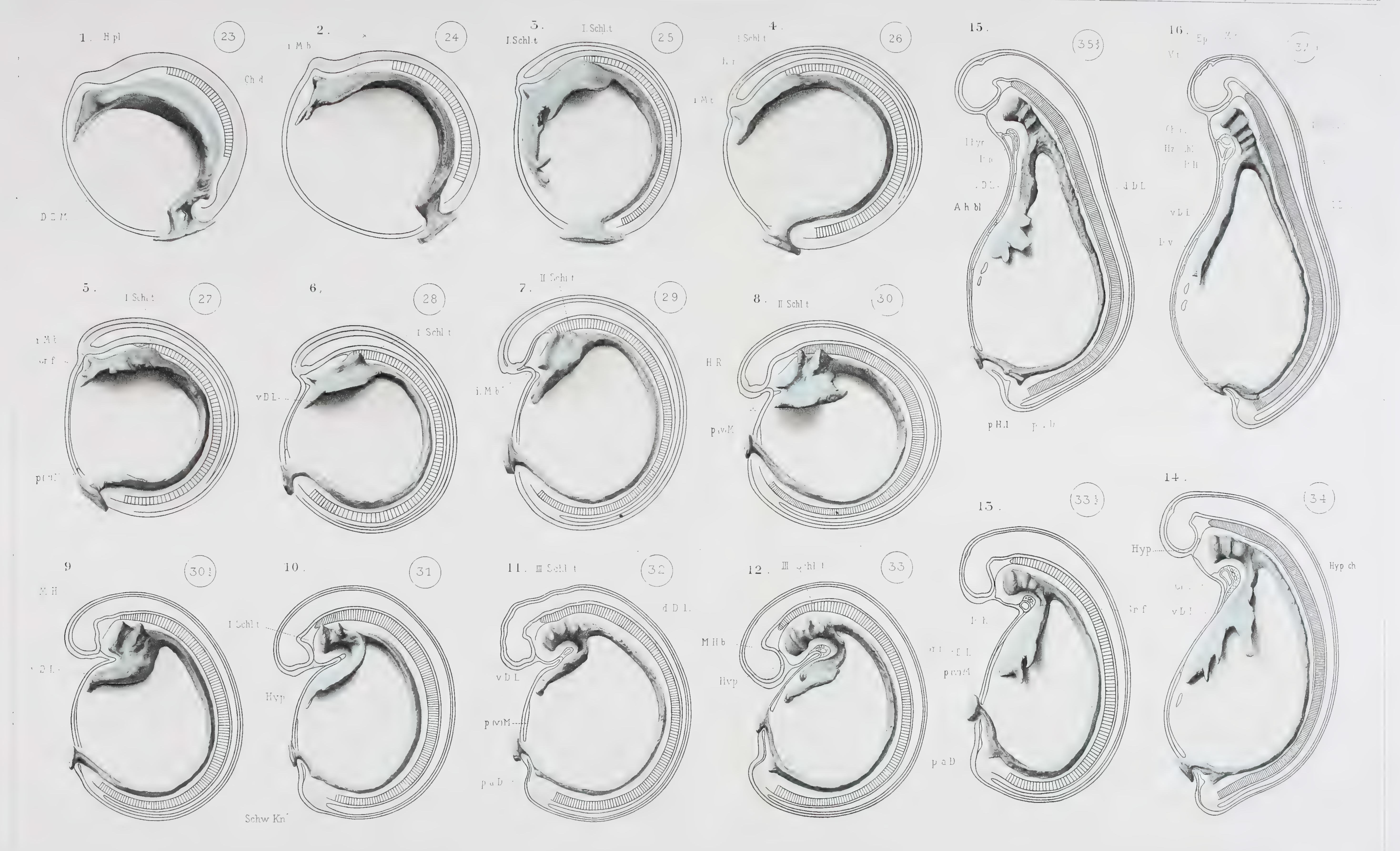
Gestaltung der Darmhöhle während der Stadien 23—37.

Fig. 1—14. Reproductionen von Medianschnittbildern mit eingelegten Wachsplattenreconstructionen der inneren Oberfläche des Entoderms bei *Ceratodus*. (Ausgussmodelle.) (Nach Photogrammen reproducirt.)

Bezeichnungen:

A.h.bl. Angiohämoblastem (Blutzellenstränge),
Ao. Aorta,
Ch.pl. Chiasmaplatte,
Ch.d. Chorda dorsalis,
d.D.l. dorsales Darmlumen,
D.v. Dottervene,
D.z.m. Dotterzellenmasse,
e.M.b. entodermale Mundbucht,
Ep.ph. Epiphyse,
Gr.f. Grenzfalte,
Hz.sch. Herzschlauch,
H.pl. Hirnplatte,
H.r. Hirnrohr,
Hyp.ch. Hypochorda,
Hypoph. Hypophyse,
M.h. Mittelhirn,
M.H.b. Mittelhirnbeuge,
p.a.D. proximaler Abschnitt des Canalis neurentericus,
P.h. Pericardialhöhle,
p.(v.) M. peristomales (ventrales) Mesoderm,
Schl.t.1 Schlundtasche 1,
Schw.kn. terminale Appositionszone (Stadium 31) — Schwanzknospe ab Stadium 33,
Thyr. Thyreoidea,
V.t. Velum transversum,
v.D.l. ventrales Darmlumen.

Die in Kreisen gesetzten Nummern geben die betreffenden Stadien an.


1.
23
2.
24
3.
25
4.
26
15.
5.
27
6.
28
7.
29
8.
30
9
10.
31
11.
32
12.
33
13.
14.
34
I. Schl. t
II. Schl. t
III. Schl. t
vDL
p(v)M
paD
Hyp
Hyp ch
Schw Kn
MHb
HR
A h bl
pH.l

Tafel LXII—LXIII.

Tafel LXII—LXIII.

Gestaltung des Vorderkörpers während der Stadien 32—41.

(Entoderm und Gefässsystem.)

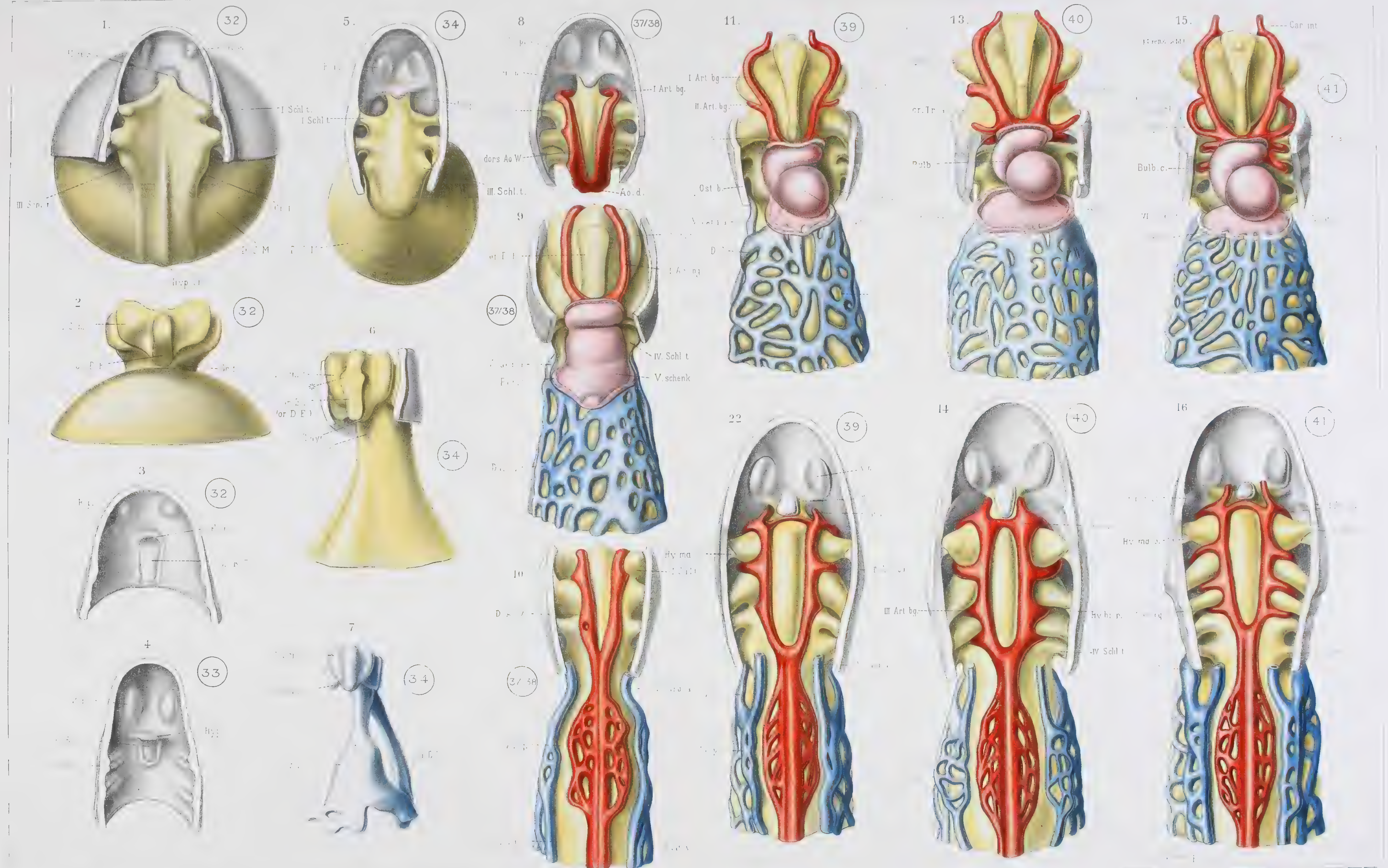
Dorsal- und Ventralansichten von Wachsplattenreconstructionen.

Die Modelle wurden bei 120-facher Vergrösserung angefertigt. Die Abbildungen stellen das 33-fache der natürlichen Grösse dar.

Bezeichnungen:

Ao. Aorta,
Ao. an. Anastomose der beiden Aortenwurzeln,
Art. bog. 1 erster Arterienbogen,
B. c. Bulbus cordis,
Car. int. Carotis interna,
cr. Tr. a. cranialer Truncusast,
d. Ao. w. Aortenwurzel,
d. D. l. dorsales Darmlumen,
Dott. v. Dottervenen,
D. z. m. Dotterzellenmasse,
D. C. Ductus Cuvieri,
l. G. schl. laterale Gefässschlinge des primären Arterienbogens,
Gr. f. Grenzfalte,
Hyobr. pl. Hyobranchialplakode,
Hyomd. pl. Hyomandibularplakode,
Hyp. ch. Hypochorda,
Hyp. Hypophyse,
or. B. z. orale Berührungszone des vorderen Darmendes mit dem Ektoderm,
or. D. a. orales Darmende,
Peric. Pericardium,
p. m. S. l. prämandibulare Sinneslinie,
R. pl. Riechplatte,
Schl. t. 1 Schlundtasche 1,
Sin. ven. Sinus venosus,
Thyr. Thyreoidea,
Tr. art. Truncus arteriosus,
V. card. ant. (post.) Vena cardinalis anterior (posterior),
Ven. sch. Venenschenkel,
vt. D. l. ventrales Darmlumen,
Vt. c. Ventriculis cordis,
V. n. gl. Vornierenglomerulus.

Fig. 1. Dorsalansicht des Entoderms und Innenansicht des ventralen Ektoderms der Kopfanlage eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 32.
„ 2. Dasselbe Modell, Ansicht des Entoderms von vorn und ventral.
„ 3. Dasselbe Modell — Innenansicht des Ektoderms der Ventralseite des Vorderkopfes.
„ 4. Innenansicht des Ektoderms der Ventralseite des Vorderkopfes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 33.
„ 5. Dorsalansicht des Entoderms und Innenansicht des Ektoderms des Vorderkopfes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 34.
„ 6. Ventral- und Seitenansicht des Entoderms des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 34.
„ 7. Relief der inneren Oberfläche des Darmlumens vom selben Embryo (Ausgussmodell).
„ 8. Dorsalansicht des Entoderms und Innenansicht des ventralen Ektoderms des Vorderkopfes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 37/38.
„ 9. Ventralansicht des Entoderms, des Herzens und der grossen Gefässe des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 37/38.
„ 10. Dorsalansicht des Entoderms und der axialen Gefässe des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 37/38.
„ 11. Ventralansicht des Entoderms und des Gefässsystems des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 39.
„ 12. Dorsalansicht des Entoderms und der grossen Gefässe des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 39.
„ 13. Ventralansicht des Entoderms und des Gefässsystems des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 40.
„ 14. Dorsalansicht des Entoderms und der grossen Gefässe des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 40.
, 15. Ventralansicht des Entoderms und des Gefässsystems des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 41.
„ 16. Dorsalansicht des Entoderms und der grossen Gefässe des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 41.


1.
32
I Schl. t.
2
32
3
32
4
33
5.
34
I Schl. t.
6
34
7
34
8
37/38
I Art. bg.
dors. Ao. W.
III. Schl. t.
Ao. d.
9
37/38
IV. Schl. t.
V. schenk.
10
37/38
Hy. ma.
11.
39
I. Art. bg.
II. Art. bg.
Ost. b.
22
39
III. Art. bg.
13.
40
14
40
Hy. hr.
IV. Schl. t.
15.
41
Car. int.
Bulb. c.
16
41
Hy. ma.

Tafel LXXII—LXXIII.

Tafel LXXII—LXXIII.

Mikroskopische Schnittbilder.

Färbung der Präparate: Fig. 1—4, 8, 9: Paracarmin-Bleu de Lyon; 5—7, 10: Karmin-Pikrinsäure. Vergrösserung 210-fach.

Bezeichnungen:

A.h.bl. Angiohämoblastem,
Ao. Aorta,
Aug.bl. Augenblase,
ax.Mes. axiales Mesoderm,
Bl.z.(st.) Blutzellen(-strang),
Br.bg. Branchialbogen,
Br.pl. Branchialplakode,
Cil.mes. Ciliarmesoderm,
Ch.d. Chorda dorsalis,
Cil.plak. Ciliarplakode,
D.sch. Deckschichte des Ektoderms,
D.z.m. Dotterzellenmasse,
Ent.k. orales Darmende (Entoblastkiel),
f.M.z. freie Mesodermzellen,
Ggl.ac.fac. Ganglion acusticofaciale,
Ggl.vag. Ganglion vagi,
Gef.z. Gefässzellen,
Hörbl. Hörbläschen,
Hyomd.plak. Hyomandibularplakode,
Hypoch. Hypochorda,
Kiem.d. Kiemendarm,
Md.bg. Mandibularbogen,
Myot.(fts.) Myotom(-fortsatz),
or.D.e. orales Darmende,
Peric.h. Pericardialhöhle,

Fig. 1. Querschnitt durch das dorsale Ende der ersten Schlundtasche und die Anlage des Acusticofacialis eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 35.

„ 2. Querschnitt durch die in Abschnürung begriffene Ciliarplakode eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 33.

„ 3. Querschnitt durch das Gebiet der entodermalen Grenzfalte (Abschnürungsfalte) eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 31. Zwischen den beiden Blättern der entodermalen Grenzfalte (ventrale Wand des Kiemendarmes und vordere Wand des ventralen Darmlumens) der vorderste Seitenplattenabschnitt (Pericardsäcke). Zwischen diesem und dem Entoderm die Endocardzellen.

„ 4. Querschnitt durch das Gebiet der entodermalen Grenzfalte eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 33 (Pericardsäcke, Endocardium, Angiohämoblastem).

„ 5. Querschnitt durch die ventrolateralen Abschnitte der beiden vorderen Visceralbögen und Schlundtaschen eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 34. — Axiale Mesodermstränge, freie Mesodermzellen. Beziehungen des oralen Darmendes und der Schlundtaschen zum Ektoderm.

„ 6. Querschnitt durch das ventrale Ende der ersten Schlundtasche und den vorderen Abschnitt der Pericardialhöhle eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 34. Ansammlung freier Mesodermzellen (Endocardzellen) im Faltenraume der entodermalen Grenzfalte.

„ 7. Querschnitt durch das Angiohämoblastem und die vordere Wand des ventralen Darmlumens eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 34. Sonderung der Blutzellen von den peripheren Gefässzellen. Schichtenfolge der ventralen Körperwand. Abgrenzung der einzelnen Schichten.

„ 8. Längsschnitt durch den proximalen Abschnitt des Angiohämoblastems eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 34. Abgrenzung der einschichtigen, epithelialen Wand des ventralen Darmlumens.

„ 9. Frontaler Längsschnitt durch den ventralen Abschnitt des 2. Dorsalsegmentes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 43. Topographie des ventralen Myotomfortsatzes.

„ 10. Ventraler Abschnitt eines Querschnittes durch die caudale Hälfte des 2. Dorsalsegmentes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 42. Topographie des zweiten ventralen Myotomfortsatzes.

Decksch.

Kiem.d.

fr.Mes.z.

Sin.sch.

Decksch.

vt.Darml.

vt.Darml



Tafel LXXIV.

Tafel LXXIV.

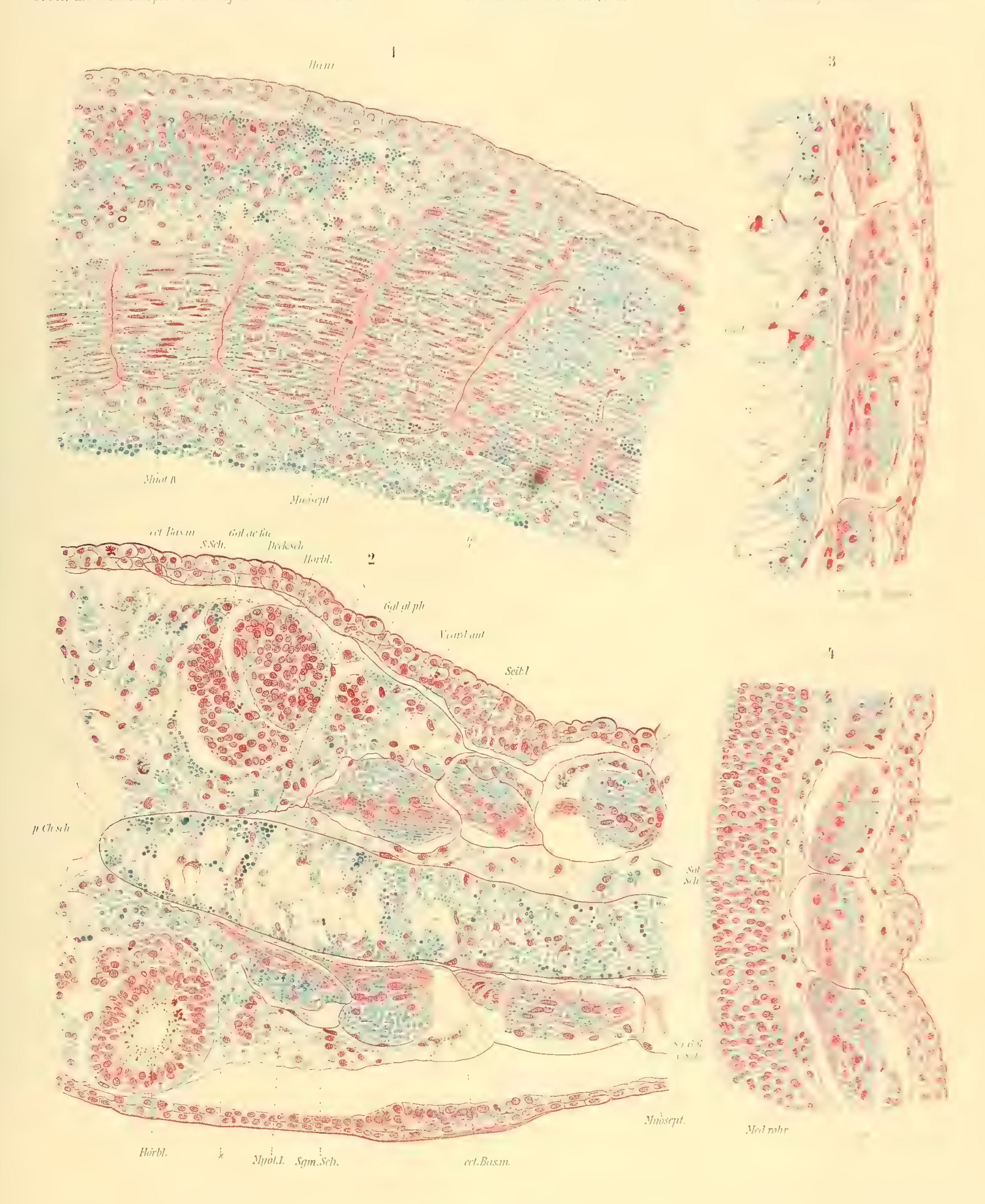
Mikroskopische Schnittbilder.

Färbung der Schnitte: Parakarmin-Bleu de Lyon.
Alle Abbildungen bei 140-facher Vergrösserung.

Bezeichnungen:

Ch. Chorda dorsalis,
Ch.sch. elastische, primäre Chordascheide,
Cut.pl. Cutisplatte,
D.sch. Deckschichte,
ect.B.m. ektodermale Basalmembran,
Ggl.ac.fac. Ganglion acusticofaciale,
Ggl.gl.ph. Ganglion glossopharyngei,
Hirnr. Hirnrohr,
Hörbl. Hörbläschen,
Myosept. Myoseptum,
Myot.IV etc. Myotom IV etc.
S.sch. Sinnesschichte des Ektoderms,
So.sch. Somitenscheide,
Sp.ggl.V V. Spinalganglion,
V.card.ant. Vena cardinalis anterior (in Fig. 2 rechts irrthümlich statt Vagusplakode, Seitenlinie),
\+ Verankerung der Somitenscheide bezw. der Dorsalsegmente an das vordere Chordaende.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch die Myotome IV—VII eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 33.
„ 2. Frontalschnitt durch das vordere Chordaende und die vorderen Myotome eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 38.
„ 3. Frontalschnitt durch die Myotome IV—VII in der Höhe der Chorda dorsalis geführt. *Ceratodus*-Embryo aus dem Stadium 38.
„ 4. Frontalschnitt durch die Myotome III—V in der Höhe der Spinalganglien geführt. *Ceratodus*-Embryo aus dem Stadium 38.



Verlag v. Gustav Fischer in Jena.

Tafel LXXVI—LXXVII.

Tafel LXXVI—LXXVII.

Mikroskopische Schnittbilder.

Färbung der Präparate: Fig. 1, 2, 8 Karmin-Pikrinsäure, die übrigen Präparate Parakarmin-Bleu de Lyon. Vergrösserung: Fig. 1 und 2 — 210-fach, Fig. 3—4, 5 — 140-fach, Fig. 6, 7, 8 — 80-fach.

Bezeichnungen:

Art. bg. Arterienbogen,
Br. bg. Branchialbogen,
C. M. centrales, axiales Mesoderm der Visceralbögen,
Ect. Ektoderm,
Ent. Entoderm,
fr. M. z. freie Mesodermzellen,
Ggl. VII Ganglion faciale,
H. bg. Hyoidbogen,
K. da. Kiemendarm,
K. d. Kiemendeckel,
K. kn. Kiemenknötchen,
O_1 Hyomandibularplakode,
O_2 Hyobranchialplakode,
Operc. a. Operculararterie,
Operc. m. Opercularmuskel,
P. h. Pericardialhöhle,
Schl. (s.) Schlundtasche(septum),
V. aff. Vas afferens (secundärer Arterienbogen),
V. eff. Vas efferens (primärer Arterienbogen).

Fig. 1. Längsschnitt durch den Kiemendeckel (Hyoidbogen), die zweite Schlundtasche und den ersten Branchialbogen der linken Körperseite eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 43. Dorsalseite — links oben, Ventralseite — rechts unten. Ektodermale Bedeckung des Entoderms der Schlundtasche (Kiemenspalte, Hyobranchialplakode). Aus einer Querschnittserie.

„ 2. Längsschnitt durch die vordere Wand des ersten Branchialbogens der linken Körperseite eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 44. Dieselbe Orientirung des Schnittbildes wie in Fig. 1. Correspondirender Schnitt. Betheiligung des Entoderms am Aufbau der Kiemenknötchen. Aus einer Querschnittserie.

„ 3. Querschnitt durch das dorsale Ende der ersten Schlundtasche der linken Körperseite eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 42. Lagebeziehungen der ersten Schlundtasche zur Hyomandibularplakode und zum Ganglion faciale. Aus einer Frontalschnittserie.

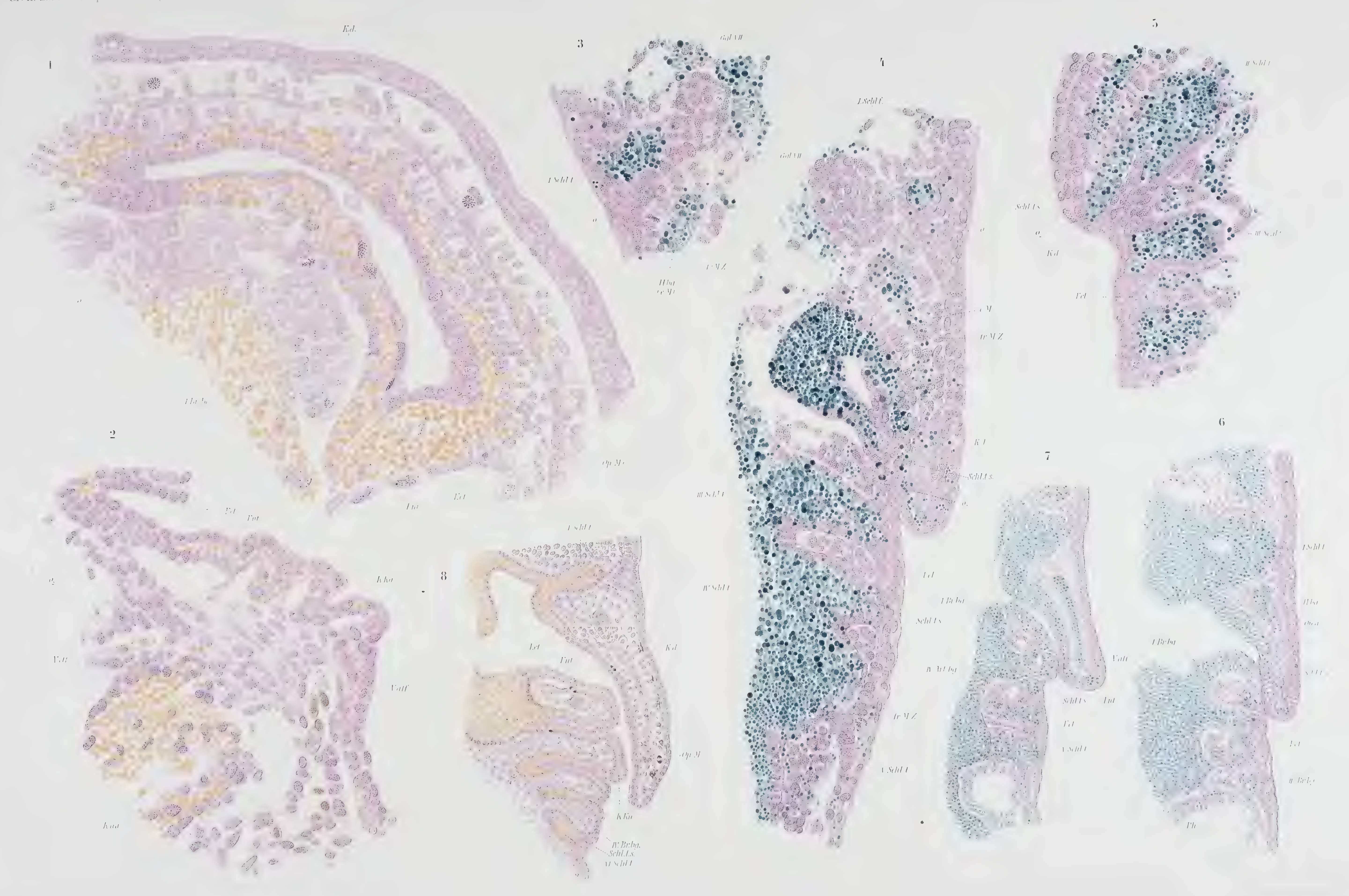
„ 4. Frontalschnitt durch den dorsolateralen Abschnitt des Kiemendarmes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 42, rechte Körperseite. Entwickelung der Schlundtaschensepten und der branchialen Plakoden.

„ 5. Querschnitt durch die dorsalen Abschnitte der zweiten, dritten und vierten Schlundtaschen der linken Körperseite eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 42. Anlage des zweiten Schlundtaschenseptums und der hyobranchialen Plakode. Aus einer Frontalschnittserie.

„ 6. Frontalschnitt durch die seitlichen Abschnitte des Kiemendarmes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 44, rechte Körperseite. Beziehungen des Ektoderms zum Entoderm an der Aussenseite der Visceralbögen.

„ 7. Frontalschnitt durch den ventrolateralen Abschnitt des Kiemendarmes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 43, rechte Körperseite.

„ 8. Frontalschnitt durch die ventrolateralen Abschnitte der Schlundtaschen und Visceralbögen der rechten Körperseite eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 45. Betheiligung des Entoderms am Aufbau der Kiemenknötchen.



Verlag von Gustav Fischer in Jena



Tafel LXXVIII—LXXIX.

Tafel LXXVIII—LXXIX.

Mikroskopische Schnittbilder.

Färbung der Präparate: Parakarmin-Bleu de Lyon.

Vergrösserung: 240-fach.

Bezeichnungen:

Art. bg. Arterienbogen,
c. M. centrales, axiales Mesoderm der Visceralbögen,
D. sch. Deckschichte,
D. w. Wand des Kiemendarmes,
Ect. Ektoderm,
Ent. Entoderm,
f. M. z. freie Mesodermzellen,
H. w. Wand des Hirnrohres,
Hyp. Hypophyse,
K. Kiemenknötchen,
Md. bg. Mandibularbogen,
M. i. m. Musculus intermandibularis,
m. G. bg. medialer primärer Arterienbogen,
l. G. bg. laterale Gefässschlinge (secundärer Arterienbogen),
Pl. hyomandibulare Sinneslinie,
Schl. t. Schlundtasche,
Schl. t. s. Schlundtaschenseptum,
S. sch. Sinnesschichte,
Z. p. Zahnpapille.

Fig. 1. Frontaler Längsschnitt durch den Kiemendarm eines *Triton*-Embryos (*Triton alpestris*) aus dem Stadium 13 nach BAMBEKE, quer durch die Visceralbögen geführt. Beziehungen des Entoderms der Schlundtaschen zur Sinnesschichte des Ektoderms. Vorschieben der Entodermzellen an der vorderen Aussenseite der beiden ersten Branchialbögen. Linke Körperseite.

„ 2. Querschnitt durch den ventrolateralen Abschnitt des Hyoid- und ersten Branchialbogens (zweite und dritte Schlundtasche) eines *Triton*-Embryos aus dem Stadium 14, BAMBEKE. Aus einer Frontalschnittserie. Vorschieben des Entoderms der beiden Schlundtaschen im Bereiche des ersten Branchialbogens, indifferentes Verhalten des Entoderms der zweiten Schlundtasche im Bereiche des Hyoidbogens.

„ 3. Schnitt durch den Seitenrand der zweiten und ersten Schlundtasche (*Triton*, Stadium 14). Beziehungen des Entoderms zum Ektoderm im Bereiche des zweiten und dritten Visceralbogens.

„ 4. Frontaler Längsschnitt durch den Kiemendarm, quer durch die Visceralbögen. *Triton*-Embryo aus dem Stadium 14 nach BAMBEKE. Antheil des Entoderms der Schlundtaschen am Aufbau der Kiemen. Erste Anlage der Schlundtaschensepten.

„ 5. Längsschnitt durch ein Kiemenstämmchen. Zweiter Branchialbogen. Aus einer Sagittalschnittserie durch einen *Triton*-Embryo, Stadium 17, BAMBEKE. Entodermschichte des Kiemenepithels.

„ 6. Längsschnitt durch den Kieferbogenfortsatz (RUSCONI'sches Häckchen) eines *Triton*-Embryos, Stadium 17, BAMBEKE. Haftzellen des Fortsatzes. Verhalten der Sinnesschichte des Ektoderms.

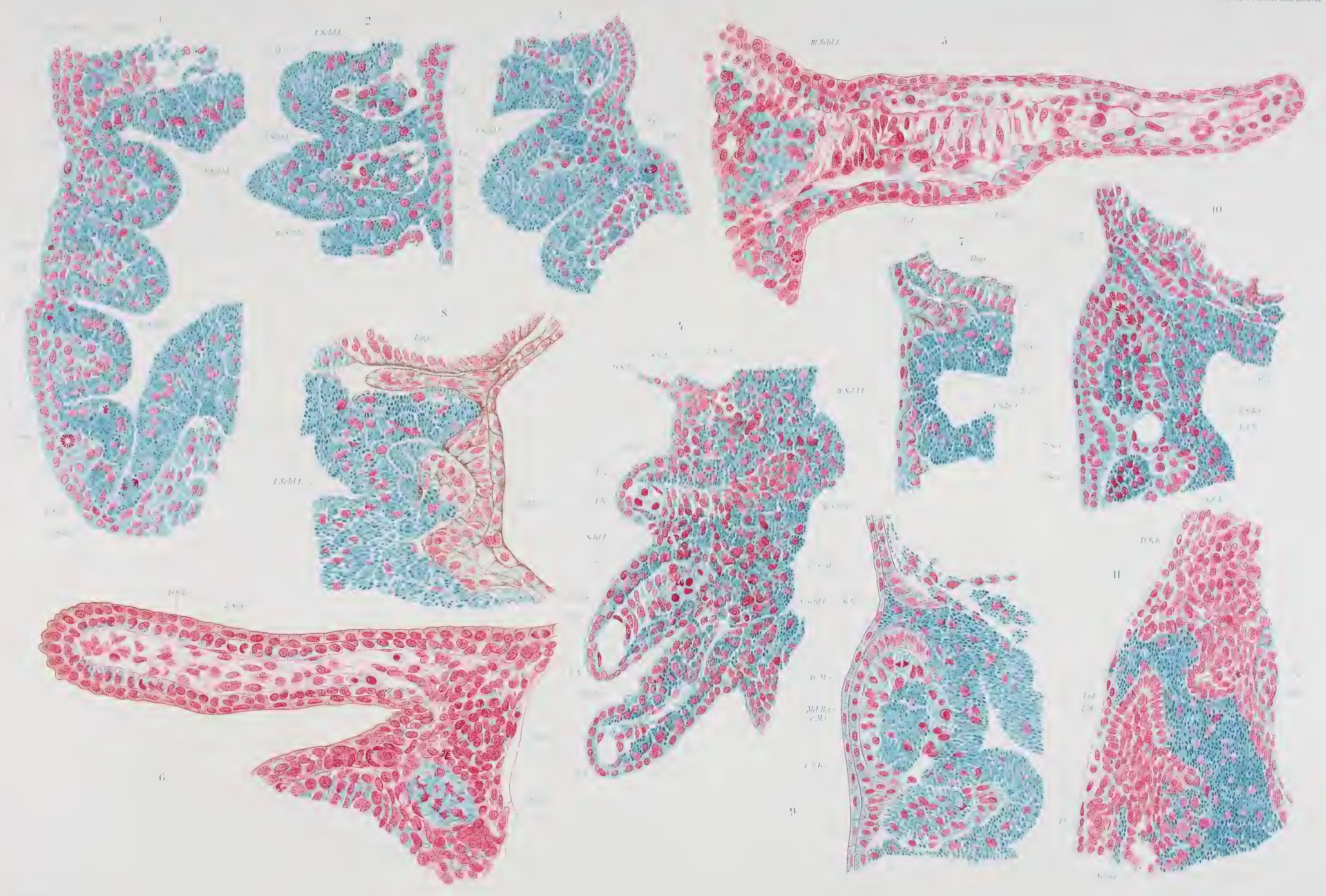
„ 7. Orales Darmende eines *Triton*-Embryos aus dem Stadium 12, BAMBEKE. Verhalten der Sinnesschichte des Ektoderms und der Hypophyse zum Entoderm. Medianschnitt.

„ 8. Orales Darmende eines *Triton*-Embryos aus dem Stadium 13, BAMBEKE. Etwas schräg geführter Sagittalschnitt. Verhalten der Sinnesschichte des Ektoderms und der Hypophysenanlage zum Entoderm.

„ 9. Seitlicher Sagittalschnitt durch das orale Darmende eines *Triton*-Embryos aus dem Stadium 16. Vordringen der Sinnesschichte des Ektoderms.

„ 10. Seitlicher Medianschnitt durch einen *Triton*-Embryo aus dem Stadium 17, BAMBEKE. Vordringen der Ektodermplatte an der Oberfläche des Entoderms.

„ 11. Seitlicher Sagittalschnitt durch das orale Darmende eines *Triton*-Embryos (*Triton alpestris*) kurz vor dem Durchbruch der Mundspalte. Erste Anlage der Zahnpapille, Bildung des Schmelzepithels.



Tafel LXXXI—LXXXII.

Tafel LXXXI—LXXXII.

In allen Abbildungen:

Ektoderm	schwarze Kerne,
Entoderm	gelbe Kerne,
axiales Mesoderm . . .	braune Kerne,
peristomales Mesoderm .	rothe Kerne,
Chordablastem	grüne Kerne,
Dotterzellen	geringelte Kerne.

Schematische Darstellung der Furchung und Keimblätterbildung, sowie der ersten Phasen der Längenentwickelung:

Fig. 1—13 des *Amphioxus* (unter Zugrundelegung der Abbildungen von CERFONTAINE);
„ 14—23 eines holoblastischen Anamniers (*Triton*) (theilweise mit Benutzung der Abbildungen von RUFFINI);
„ 24—31 eines meroblastischen Anamniers (Selachier) (mit Benutzung der Abbildungen von RÜCKERT und ZIEGLER).
„ 32—33. Schematische Längsschnitte durch einen Reptilienkeim (Fig. 32 Beginn der Gastrulation [nach WILL), Fig. 33 vorgeschrittenes Gastrulastadium [Beginn der Längenentwickelung] mit Benutzung der Abbildungen WILL's).
„ 34. Schematischer Längsschnitt durch einen Vogelkeim (Sperling, nach SCHAUINSLAND).
„ 35—43. Schematische Darstellung der Furchung, Gastrulation eines holoblastischen Säugerkeimes (mit Benutzung der Darstellungen VAN BENEDEN's).

Die gelben Linien in den Figg. 15 und 25, 16 und 17, 18 und 27, 19 und 28, 20 sollen die ungefähre Ausdehnung der Zellterritorien holoblastischer Keime angeben, deren Stammzellen bei meroblastischen Anamniern in Folge der nur partiellen Durchfurchung des Dotters in syncytialer Weise zusammenhängen. Vor allem soll aber gezeigt werden, dass die centralen Makromeren des vegetativen Poles der Amphibien den periphersten Elementen des Syncytiums der Selachier entsprechen, dass ferner die Dotterzellenschichte der letzteren in derselben Weise entsteht, wie die Dotterzellenmasse der Amphibien und ebenso wie diese nicht als Entoderm zu betrachten ist. — Die gelbe Linie *ac* der Fig. 22 umgrenzt das bei den Selachiern dem Syncytium angehörige und an der Invagination unbetheiligte centrale bezw. marginale Entodermfeld, welches durch eine Spaltung (bei *c*) schon am Beginn der Gastrulation sich von der sich invaginirenden (marginalen) Entodermzone der Keimscheibe losgelöst hat (vergl. Schnittbild 29, 30). Diese Stelle ist in der Fig. 31 mit den Buchstaben *x* und *y* gekennzeichnet. Die annähernd correspondirende Stelle (mutatis mutandis) ist in dem Längsschnitte 23 durch einen Amphibienkeim mit denselben Buchstaben angegeben. — Die schleifenförmig gebogene Linie in der Fig. 23 soll die Ausdehnung und Anordnung der Dottermasse bezw. des Dottersyncytiums für den Fall veranschaulichen, dass sich das Entoderm bei den Selachiern — in derselben Weise wie bei den Sauropsiden (vergl. Fig. 33, 34) — als geschlossene Schicht invaginiren würde. In diesem Falle wäre der Vergleich mit der Amphibiengastrula viel leichter durchführbar, man brauchte sich bloss vorzustellen, dass das in der Fig. 23 innerhalb der schleifenförmigen Linie gelegene Zellterritorium durch eine kolossale Dotteransammlung ausgedehnt und die Zellen, durch welche die gelbe Linie hindurchgeht, als syncytiale Elemente in die Oberfläche der Dotterkugel calottenförmig eingelagert wären. Die centralen Elemente (Dotterzellen) des so entstandenen Syncytiums würden das centrale Dottersyncytium, die oberflächlichen, bei „*y*" gelegenen Elemente als Entoderm das periphere oder Keimsyncytium repräsentiren. Zwischen den Buchstaben *x* und *y* wäre dann eine Zellplatte gelegen, welche mit den marginalen entodermalen Elementen des Syncytiums zusammenhängen und den Boden der Urdarmhöhle bilden würde (vergl. Fig. 33, 34). — Die beiden Sterne in den Figg. 20—23 sollen die ursprüngliche Anordnung und Ausdehnung des Urmundes veranschaulichen. — Leider ist die Einstellung der beiden Figg. 22 und 23 durch ein Versehen verschoben worden: die Stellung des animalen Poles ist mit *a. P.* angegeben. Die Figur müsste um ca. 40 Winkelgrade zurückgedreht werden. — In den Fig. 29—31 ist die ursprüngliche Einstellung der dorsalen Urmundlippe ebenfalls durch einen Stern angegeben. Die beiden Pfeile sollen die Richtungen des anfänglich intussusceptionellen Wachsthumes des axialen dorsalen Keimbezirkes angeben und das Ueberwiegen der Längenentwickelung in caudaler distaler Richtung veranschaulichen. — In der Fig. 12 ist die Stellung der Eiaxe zur Längsaxe des Körpers durch eine punktirte bezw. gestrichelte Linie gekennzeichnet.

In den Figg. 39 und 40: *Ch.bl.* Chordablastem, *d.*(*v.*)*E.f.* dorsales (ventrales) Entodermfeld.

1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12. 13. 14. 15. 16. 17. 18. 19. 20. 21. 22. 23. 24. 25. 26. 27. 28. 29. 30. 31. 32. 33. 34. 35. 36. 37. 38. 39. 40. 41. 42. 43.

A P a b c

Verlag v. Gustav Fischer, Jena



Tafel LXXXIII.

Tafel LXXXIII.

Schematische Darstellungen der Keimblätterbildung bei holoblastischen und meroblastischen Wirbelthierformen.

In allen Abbildungen:

Ektoderm	schwarze Kerne,
Entoderm	gelbe Kerne,
axiales Mesoderm . . .	braune Kerne,
peristomales Mesoderm .	rote Kerne,
Chordablastem	grüne Kerne,
Dotterzellen	geringelte Kerne.

Bezeichnungen:

A.i. Area intermedia,
ax.M. axiales Mesoderm,
C.M. centrales, d. h. vom dorsalen Keimbezirke gebildetes axiales und peristomales Mesoderm,
D.z.sch. Dotterzellenschicht,
E.sch. Embryonalschild,
E.w. Entoblastwall (peristomaler Mesodermkeim des ventralen Urmundbezirkes),
K.w. Keimwall,
p.M. peristomales Mesoderm,
R.st. peristomaler Randstreifen des centralen (sog. embryonalen) Mesoderms.

Die braunen bezw. rothen Pfeile deuten die Richtungen an, in denen sich das axiale und das peristomale Mesoderm (bezw. die freien Mesodermzellen) und Gefässanlagen des letzteren ausbreiten.

Fig. 1 und 2. Schematische Querschnitte durch *Triton*-Keime — einerseits durch den Blastoporus, andererseits durch einen vorderen Abschnitt der Urdarmhöhle geführt. Im Schnitte 1 ist der vorderste, allseits vom Entoderm begrenzte Abschnitt der Urdarmhöhle getroffen (vergl. Fig. 23, Taf. LXXXI/LXXXII), dessen dorsale Wand in den späteren Entwickelungsstadien die ventrale Wand des Kiemen- und Vorderdarmes, sowie die ventralen grossen Darmdrüsen liefert, im Schnitte 2 ist die dorsale Urdarmwand (s. st.) mit ihren Componenten (Chordablastem, axiale Mesodermkeime, Entoderm [s. st.]) dargestellt.

„ 3 und 4. Correspondirende Schnitte durch einen Selachierkeim. Die gestrichelten Linien zwischen den innersten, invaginirten Entodermzellen und den äussersten, entodermalen Elementen des Syncytiums sollen den ursprünglichen Zusammenhang derselben andeuten. Beim Versuche einer Umwandlung des Amphibien- in den Selachiertypus müssten die innerhalb der gelben Linien der beiden Figg. 1 und 2 gelegenen Zellen als noch nicht abgefurcht gedacht und die Zellen, durch welche die gelbe Linie hindurchgeht, als Elemente des Syncytiums betrachtet werden. Wie in den Längsschnitten Fig. 29—31 der Taf. LXXXI/LXXXII wären auch an den Querschnitten die Elemente der Dotterzellenmasse in der Mitte, die entodermalen Elemente des Keimsyncytiumrestes (vergl. Fig. 26, Taf. LXXXI/LXXXII) aber in der Peripherie gelegen. Die letzteren entsprechen den centralsten Makromeren des vegetativen Poles.

„ 5. Schematischer Querschnitt durch einen Reptilienkeim.

„ 6. Schematischer Querschnitt durch einen Vogelkeim.

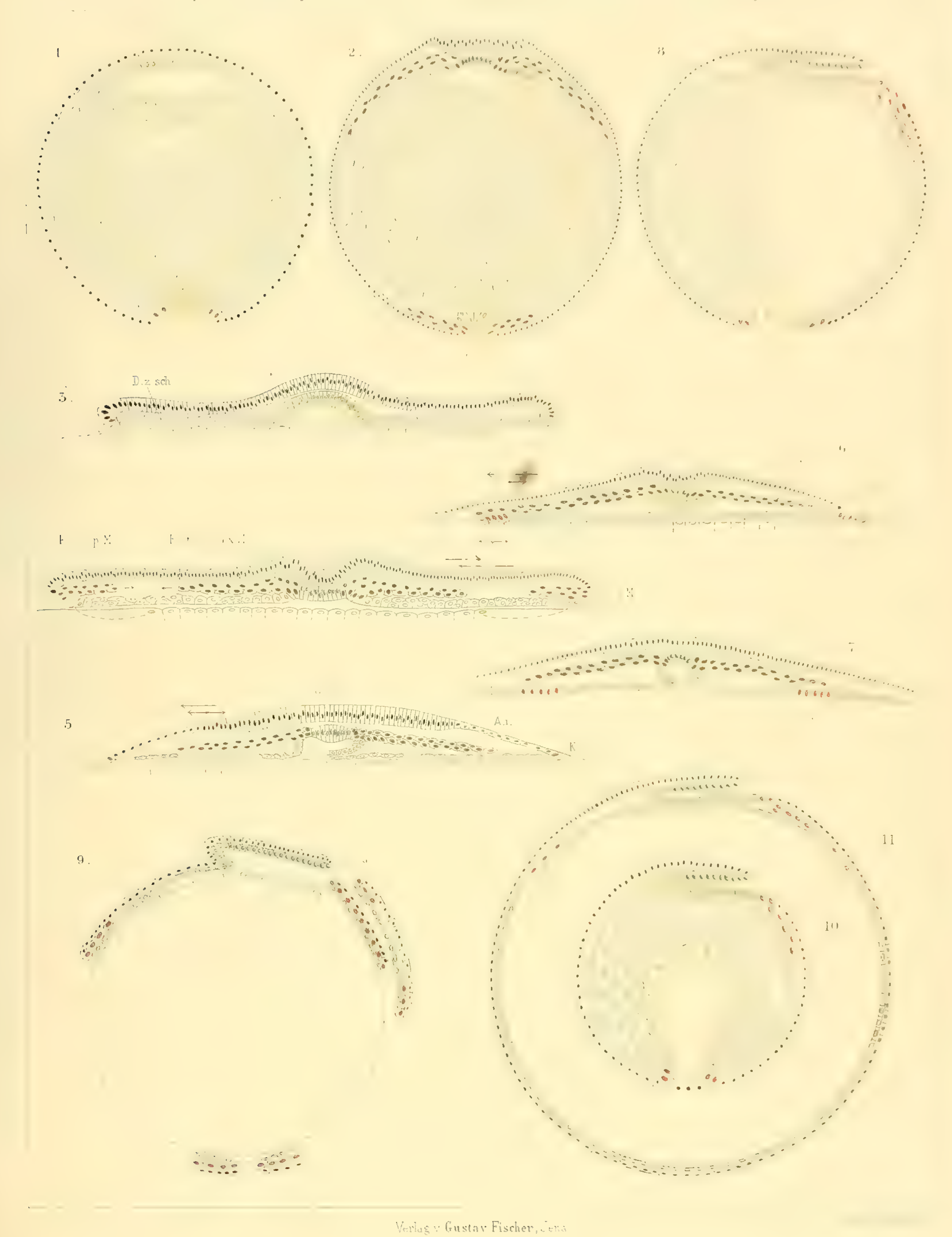
„ 7. Schematischer Querschnitt durch einen Säugerkeim.

„ 8. Schematische Darstellung eines dotterarm (rechterseits) und holoblastisch (linkerseits) gewordenen Reptilienkeimes. Der Vergleich mit Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 21 zeigt die Aehnlichkeit mit einem primär dotterarmen Holoblastier (*Triton*).

„ 9. Versuch einer Umwandlung eines meroblastischen Anamnierkeimes in das Schema der Fig. 8, durch Annahme einer partiellen Connascenz der lateralen Abschnitte des Urmundrandes und Sonderung derselben in einen dorsalen (*a*) und ventralen Abschnitt. In der Nahtstelle eingeschlossen der peristomale Mesodermkeim, welcher beim Fortschreiten der Umwachsung des Dotters in einen ventralen Ring und einen dorsalen Halbring gesondert wird. Letzterer wird durch den axialen Mesodermkeim und das Chordablastem zum Ring geschlossen. Einengung und schliesslich Obliteration des ventralen Urmundabschnittes am vegetativen Pole.

„ 10. Verhalten einer hypothetischen Protamniotengastrula bei vollkommener Trennung der beiden Urmundabschnitte und regelrechter Invagination an den beiden Urmundabschnitten — gestrichelte Linie — Obliteration des ventralen Urmundabschnittes.

„ 11. Verhalten einer solchen hypothetischen Säugergastrula nach einseitiger, ventraler Ausdehnung der ventralen Urdarmhöhle vor Vereinigung derselben mit der dorsalen Urdarmhöhle. Durchbruch des Bodens der letzteren (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 43). — Beim Kaninchen (Fig. 39—42) Isolirung der Entoderm- und peristomalen Mesodermzellen des ventralen Urmundbereiches, Einschaltung in den Komplex der Dotterzellen bezw. des Dottersackepithels. — Die Bildung der Eihüllen wurde in den betreffenden Abbildungen, um unnöthige Complicationen zu vermeiden, nicht berücksichtigt.



Verlag v. Gustav Fischer, Jena

Tafel LXXXIV.

Tafel LXXXIV.

Schematische Darstellungen der Anlage und Ausbreitung der Keimblätter, insbesondere des Mesoderms bei holo- und meroblastischen Wirbelthieren.

In allen Abbildungen:

Ektoderm	grau,
Entoderm	gelb,
axiales Mesoderm . . .	braun,
peristomales Mesoderm .	rot,
Chordablastem	grün.

Fig. 1. Ansicht einer dotterarmen Amphibienblastula (vegetativer Pol) zur Darstellung der Localisation der einzelnen Keimbezirke (bei normaler Entwickelung und normalen Correlationen). Dieselben Farben wie in den Schnittbildern der Taf. LXXXI—LXXXIII. *A.M.f.* axialer Mesodermkeim. *Ch.f.* Chordablastem. *Ect.f.* Ektodermfeld. *Ent.f.* Entodermfeld. *N.f.* Neuralfeld. *n.e.Z.* neurenterische Zwischenzone. *p.M.Z.* peristomaler Mesodermkeim.

„ 2. Schematische Darstellung eines dotterreicheren Holoblastierkeimes (*Salamandra mac.*) bei Beginn der Segmentirung des Mesoderms; kleinerer Maassstab als Fig. 1. Ansicht von der Dorsalseite (Ektoderm entfernt). Der äussere Kreis deutet den (zum Vergleiche mit den Meroblastiern übertrieben gross gezeichneten) Umfang der Dotterzellenmasse an. Auch der Blastoporus (*Bl.p.*) ist weiter geöffnet als unter normalen Verhältnissen, das frei liegende Entodermfeld (Dotterpfropf) von ansehnlicher Ausdehnung. Rings um den Blastoporus das peristomale Mesoderm (roth), welches vorn als schmaler, ventraler (seitlicher) Randstreifen die axialen Mesodermabschnitte (braun) umsäumt. Die vorderen Enden dieser peristomal entstandenen, zugleich mit dem axialen Mesoderm nach vorn apponirten, ventralen Randstreifen bildet das Endocardium (*E.*). Der vorderste Seitenplattenabschnitt des axial entstandenen Mesoderms, die Pericardialsäcke sind mit *P.s.* bezeichnet. Sie sind zum grössten Theile von dem vorderen Abschnitte des axialen Keimbezirkes apponirt worden (vergl. Textfig. 3). Dieser hat keine Beziehungen zum Urmunde, auch kein peristomales Mesoderm. Der rothe Pfeil *E.* deutet die Richtung an, in der die vom vorderen Ende des peristomalen Mesodermstreifens sich ablösenden freien Mesodermzellen unter und mit den Pericardialsäcken (brauner Pfeil) sich medialwärts, in das Gebiet der Grenzfalte (vergl. Textfig. 173) vorschieben und das Endocardium bilden. Die zu beiden Seiten des Chordablastems bezw. der Chorda gelegenen, roth gestrichelten Linien geben die Lagerung des Angioskleroblastems bei dessen erstem Auftreten (Angiosklerotome des segmentirten Gebietes) an. Dieses geht am terminalen Ende des (in der Abbildung nicht abgegrenzten) axialen Mesodermkeimes in das peristomale Mesoderm über. Die braun und roth ausgezogenen Pfeile deuten rechterseits die Richtungen an, in denen sich das axiale Mesoderm und dessen peristomal entstandene, ventrale Randstreifen ausbreiten; die centripetalwärts weisenden, roth gestrichelten Pfeile zeigen die Richtung an, in denen sich — in späteren Stadien, nach weiterer Ausbreitung des Mesoderms — die freien Mesodermzellen (Gefässzellen) des Angiohämoblastems ausbreiten (vergl. Textfig. 173).

„ 3 stellt die Anordnung und Ausbreitung des Mesoderms bei einem holoblastischen Anamnier in der Seitenansicht dar (*Triton, Ceratodus*). In den Medianschnitt eingezeichnet: braune, der Krümmung des Embryos entsprechend convergirende Punktreihen zeigen die Ausbreitung des axialen Mesoderms, speciell der Seitenplatten an, die, soweit sie von dem hinteren terminalen Abschnitte des axialen Keimbezirkes aus apponirt wurden (vergl. Textfig. 3), einen — zugleich mit ihnen von den dorsolateralen Urmundabschnitten producirten — peristomal entstandenen ventralen Randstreifen besitzen. Dieser Randstreifen wird durch das aus den seitlichen und ventralen Urmundrändern hervorgesprosste peristomale Mesoderm zu einem Halbringe geschlossen. Rothe Pfeile deuten die Ausbreitung der Gefässzellen dieses Angiohämoblastems gegen die Dorsalseite zu (auf der Oberfläche der Dotterzellenmasse) an. Das dorsal entstandene Angioskleroblastem ist roth gestrichelt angegeben. Seine Ausbreitung, soweit sie ventralwärts erfolgt, ist ebenfalls durch Pfeile angedeutet. (Bildung des Vornierenglomerulus, der Anastomosen der Aorten mit dem Dottergefässnetz und wahrscheinlich auch dorsale Abschnitte des letzteren.) Das Angioskleroblastem reicht nahe ans vordere Ende der axialen Mesodermflügel, das Angiohämoblastem nur so weit, als es vom dorsolateralen Urmundrande aus apponirt wurde — bezw. von dem medialsten, unmittelbar an die axialen Mesodermkeime anschliessenden Abschnitte des hufeisenförmigen peristomalen Mesodermkeimes; vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1). Die vordere Grenze des Angiohämoblastems, der peristomal entstandenen Randstreifen der Mesodermflügel, ist mit *E.* bezeichnet, weil diese Abschnitte sich in ganz hervorragendem Maasse an der Bildung des Endocardiums betheiligen. Die vordersten Seitenplattenabschnitte bilden das Pericardium (*P.s.*) — Die gestrichelte rothe Linie *abcde* bezw. *d'e'* hat dieselbe Bedeutung wie in den Figg. 7 und 11.

Fig. 4. Ansicht eines meroblastischen Anamnierkeimes, von oben (animaler Pol) betrachtet. (Dotter aus äusseren Gründen relativ viel zu klein angegeben.) Beim Vergleiche mit der Fig. 1 hat man sich vorzustellen, dass das frei liegende Dotterfeld der vegetativen Hemisphäre sich kolossal vergrössert habe und daher das Ektodermfeld und der Urmundrand scheinbar gegen den animalen Pol zurückgedrängt und relativ verkleinert wurde. Dieselbe Darstellungsweise wie in Fig. 1. Der schwarz gestrichelte, mit dem Ektodermfeld concentrische Rand giebt ungefähr die Lagerung der entodermalen Elemente (Kerne) des Syncytiums an. Insofern erscheint das ausgedehnte Entodermfeld der Amphibienblastula auf einen schmalen Saum reducirt. Die entodermalen Elemente des Syncytiums (das marginale Keimsyncytium) entsprechen jedoch den centralen Makromeren des vegetativen Poles der Amphibienblastula (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 3; Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 29).

„ 5. Ansicht einer Selachierkeimscheibe im Stadium C nach Balfour. Ektoderm entfernt (nur Contour der Neuralplatte und seitlicher Ektodermrand schwarz eingetragen). Zu beiden Seiten des Chordablastems (grün) das axiale Mesoderm mit seinen dorsomedialsten Abschnitten (Angioskleroblastem, karminrot gestrichelt). Peristomal entstandene Randzone reicht bis an die Pericardialsäcke, die vordersten Abschnitte der Seitenplatten (*P. s.*), die vordersten, zuerst apponirten Abschnitte der Randstreifen bilden den grössten Theil des Endocardiums (*E. c.*). Die hinteren Abschnitte der zugleich mit dem axialen Mesoderm von dem terminalen, axialen Keimbezirk (Wachsthumszone, vergl. Fig. 1) nach vorn apponirten Randstreifen biegen im Bereiche der Caudallappen in die seitlichen und ventralen Abschnitte des peristomalen Mesoderms um. Die lebhaft proliferirenden, anfangs einander zugekehrten Ränder des letzteren (rechterseits dargestellt) treten nun immer mehr gegen den mesodermfreien Bezirk nach vorn und gegen einander vor, wodurch das peristomale Mesoderm eine immer grössere Breitenausdehnung gewinnt. Nach vorn zu verschmälert es sich allmählich (*Scyllium*, bei *Torpedo* ist dies nicht der Fall [Ziegler]). Die in der Peripherie eingezeichneten schwarzen Pfeile (links) geben die Ausbreitung der Keimscheibe im Allgemeinen, die rothen Pfeile der rechten Seite die vor allem centripetalwärts gerichtete Ausbreitung des Angiohämoblastems (peristomalen Mesoderms) an. Die beiden Pfeile an der Randkerbe zeigen die Richtungen an, in denen die Längenentwickelung in Folge der Randspannung nach den beiden Seiten hin abgelenkt wird (partielle und vorübergehende Bifurcation des axialen Keimbezirkes, der terminalen Wachsthums- oder Appositionszone).

„ 6 stellt die dritte Schichte desselben Keimes dar (gewissermaassen nach Abtragung des Ektoderms und Mesoderms), welche zum grössten Theile von der Dotterzellenschichte gebildet wird. Diese breitet sich zwischen der dorsalen Urdarmwand (Chordablastem, axiale Mesodermkeime, Entoderm) und dem marginalen, sich ebenfalls invaginirenden Entodermfeld (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 3) aus. Diese beiden Entodermabschnitte gehen im Bereiche der Caudallappen in einander über. In der Abbildung ist ferner nicht berücksichtigt, dass sich die marginale, sich invaginirende Entodermzone der Keimscheibe von den entodermalen Elementen des Syncytiums bereits abgelöst hat und diese bereits weit überragt (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 31; Taf. LXXXIII, Fig. 4). Der Embryo erscheint bis zur vorderen Darmpforte (*v. D. pf.*) bereits abgeschnürt, der vorderste entodermale Abschnitt der Urdarmwand bildet mit den axialen Componenten der letzteren die innere Mundbucht (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 31) bezw. die ventrale Wand des in Entstehung begriffenen Kiemen- und Vorderdarmes. Aus dem eng umgrenzten Entodermbezirke der vorderen Darmpforte sprossen dann die Anlagen der grossen Darmdrüsen (Leber, ventrale Pankreasanlagen) hervor. (In diesen Abbildungen ist nicht berücksichtigt, dass das Chordablastem und die axialen Mesodermkeime in diesem Stadium bis an das orale Darmende reichen.)

„ 7 stellt einen *Scyllium*-Keim vor Beginn der Dottersacknaht dar (mit Benutzung einer Abbildung von Hochstetter). Braun punktirter Bezirk: axiales Mesoderm; roth punktirtes Feld: peristomales Mesoderm, reicht von der Gegend der vorderen Darmpforte bis an das caudale Ende der bereits vereinigten Caudallappen. Der hintere, mit grösseren Punkten eingezeichnete Rand des peristomalen Mesoderms entspricht der Ursprungszone des letzteren. Etwa ein Drittel des Dotters liegt noch frei und wird vom Urmundrande begrenzt. Hinsichtlich der gestrichelten Linie *a*—*e* vergl. Fig. 11.

„ 8 veranschaulicht den normalen Zusammenschluss der freien, peristomal entstandenen Ränder der Mesodermflügel bezw. des Gefässhofes, welcher von den Dotterarterien (*D. a.*) begrenzt wird. Dieser Zusammenschluss erfolgt in der Richtung des Pfeiles im unmittelbaren Anschlusse an die ventromediane Vereinigung der Seitenplatten bezw. der Pericardialsäcke. Auch die Dottersacknaht schreitet in centrifugaler Richtung fort. Auf diese Weise entsteht der einheitliche Stamm der Dottervenen (*D. v.*). Der Pfeil auf dieser Seite deutet die Richtung des Blutstromes an. Der Dotter liegt noch im Bereiche eines kleinen, von den Urmundrändern umsäumten Spaltes frei zu Tage. Die Dottervenenstämme entwickeln sich im Ursprungsgebiete des peristomalen Mesoderms. (Mit Benützung einer Abbildung Hochstetter's).

Fig. 9. (Hypothetische) Darstellung der Sonderung des ursprünglich einheitlichen Urmundbezirkes der Protamnioten in einen dorsalen (centralen) und ventralen (peripheren) Abschnitt. Centraler Bezirk (vergl. Fig. 10): dorsale und dorsolaterale Abschnitte des Urmundes — axialer Keimbezirk und angrenzende Abschnitte des peristomalen Mesodermkeimes; ventraler Bezirk mit dem ventralen und ventrolateralen peristomalen Mesodermkeim bezw. Urmundabschnitt. Die beiden Pfeile deuten die partielle Vereinigung der Urmundränder an.

„ 10. Ansicht eines meroblastischen Amniotenkeimes (Reptil) in derselben Ansicht. Vor dem axialen dorsalen, zu Beginn der Gastrulation eng umschriebenen Keimbezirke die als Embryonalschild bekannte (*E. sch.*) Verdickung des Ektoderms, durch die sogenannte Area intermedia (*A. i.*) vom Keimrande (peripherer Urmundabschnitt) getrennt. Im letzteren der peristomale Mesodermkeim (roth). Die beiden Urmundabschnitte (vergl. Fig. 9) treten bereits vollkommen gesondert auf.

„ 11. Schematische Darstellung der Mesodermanlagen eines Reptilienkeimes (*Gecko*, *Lacerta*, zum Theil mit Benutzung der Angaben von WILL). An dem (abnorm weit gezeichneten) dorsalen (centralen) Blastoporus liegt das Entodermfeld frei, welches nach der oben vertretenen Annahme nur einem kleinen Theile des ausgedehnten Entodermfeldes der Amphibienblastula entspricht (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 6, 5, 4—1). Der Unterschied mit der in derselben Weise dargestellten Vogelkeimscheibe (Fig. 12) besteht vor allem im abortiven Zustande des peristomalen Mesodermkeimes, des ventralen, pheripheren Urmundbezirkes (Keimwall). Die gesammten Blut- und Gefässanlagen werden von dem peristomalen Mesoderm des centralen, dorsalen Urmundbezirkes geliefert. Braune und rothe Pfeile sollen die Ausbreitung des axialen bezw. des peristomalen Mesoderms veranschaulichen. Die gestrichelte, rothe Linie entspricht der Ausbreitung des Gefässhofes, dessen beide Flügel sich zwischen den Linien *b*—*c* ebenso wie bei den Vögeln miteinander vereinigen. Die gestrichelte Linie *a*—*b*—*c*—*d*—*e* entspricht der gleich bezeichneten Linie in Fig. 7 und 3. Damit soll veranschaulicht werden, dass sowohl der äussere, wie der innere Gefässring, sowie die zwischen den beiden gelegenen, ventromedianen Theile des Sauropsidenkeimes, Abschnitten des inneren Randgefässes der Selachier entsprechen. Vereinigt sich wie bei den Vögeln das peristomale Mesoderm des ventralen, peripheren Urmundbezirkes mit dem des dorsalen, centralen Urmundbezirkes, dann entsprechen diese Abschnitte des Dottergefässnetzes dem gesammten inneren Rande des peristomalen Mesoderms bezw. der Dotterarterien der Selachier (Linie *a*—*d'*). Das Feld *ded'e'* würde dann dem peripheren Mesodermabschnitte entsprechen. Wird dieser aber abortiv, dann ist der zu homologisirende Abschnitt des inneren Mesodermrandes der Selachier kleiner als die Strecke *a*—*d* (weil wir annehmen dürfen, dass ein intermediärer Abschnitt des einheitlichen Urmundes bei den Amnioten überhaupt nicht mehr zur Anlage kommt).

„ 12. In derselben Darstellungsweise das Verhalten einer Vogelkeimscheibe. Centraler (dorsaler) und ventraler, peripherer Keimbezirk (bezw. Urmundbezirk). Im centralen Abschnitte der rinnenförmig in die Länge gezogene Urmund (Primitivstreifen). Axiales (braun) und peristomales (roth) Mesoderm, Ausbreitung des letzteren mit rothen Pfeilen angegeben. Im peripheren (marginalen) Keimbezirke (Keimwall) der übrige peristomale Mesodermkeim und der Entodermring (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 6). Der vordere Rand des Gefässhofes (*G. h.*) als Begrenzung der sogenannten mesodermfreien Zone (vor Vollzug der ventromedianen Vereinigung) eingezeichnet (roth gestrichelte Linie). Ektoderm und periphere Abschnitte des Dotters nicht dargestellt.

1. n e Z ch F p M F

4.

5. Ec

7.

2.

9.

6

8.

12.

10.

11.

3.

Gustav Fischer

DENKSCHRIFTEN

DER

MEDICINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT

ZU

JENA.

VIERTER BAND.

RICHARD SEMON, ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN
IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

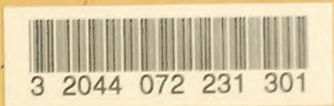
ERSTER BAND: CERATODUS.

MIT 22 TAFELN UND 264 THEILWEISE BUNTEN FIGUREN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1908.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3430


3 2044 072 231 301